S 93.1
S 497
NH

ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 34.

Dreizehnter Band.

Vierte bis sechste Lieferung.

Inhalt:

R. Woltereck, Trochophora-Studien I.

Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee.

Mit 11 Tafeln und 25 Textfiguren.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1902.

ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 34.

Trochophora-Studien.

I.

Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee.

Von

Dr. R. Woltereck

Privatdozent und Assistent an der Universität Leipzig.

Mit 11 Tafeln und 25 Figuren.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1902.

Smithsonian Institution
171723
JUL 3 1912
National Mus

Trochophora-Studien

I.

Ueber die

Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee.

Von

Dr. R. Woltereck

Privatdozent und Assistent an der Universität Leipzig.

Mit 11 Tafeln und 25 Figuren.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1902.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart

Meiner treuen Mitarbeiterin Frau Margarethe Woltereck

dankbar zugeeignet.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 7
Historisches 9
Technische Bemerkungen 10
Bezeichnung der Hauptabschnitte und Axen des Larvenkörpers 11

Kapitel I: Der Bau der Polygordius-Larven der Nordsee.

A. Die Haut 13
B. Larvale Drüsen der Haut 14
C. Bindegewebe 16
D. Muskelsystem 17
Blastocölmuskeln 17
Subepitheliale Muskeln der Larve 18
Spezielle Trochophora-Muskeln 18
Wurmmuskeln des Trochophora-Epithels 19
Larvale Muskeln der Rumpfanlage 20
E. Nervensystem 21
1. Die in den Wurm übergehenden Teile 21
2. Das vergängliche N.-System 23
Radiärnerven 23
Ganglienzellenplexus 24
Trochnervensystem 25
F. Lokomotionsapparat 27
Drüsenzellen 27
Wimperzellen 29
G. Nephridialsystem 33
Hauptnephridien 33
Seitennephridien 35
H. Darmkanal 36
Stoma und Ösophagus 36
Magendarm 37
Darmklappe 38
Enddarm 39

Kapitel II: Die Organogenese des Annelids.

A. Die Wurmkeime: I. Rumpfanlage 41
a) Ektoderm 42
Vor Auftreten der Sekundärfalten 42
Weiterentwicklung bis zur Reife 44
I. Analwulst 44
II. Die Faltensysteme des Rumpfes 45

Seite

b) Mesoblast 50
1. Periode 51
2. Periode 53
3. Periode 54
II. Kopfanlage 56
Tentakelanlagen 58
Kopf-Wände 58
Sinnesorgane 59
Ober-Schlundganglion 59
Kopfhöhle 60
B. Die aus dem larvalen Gewebeverband hinzutretenden Organe 60
1. Verbindungsstränge zwischen Rumpf- und Kopfanlage:
a. Nerv. later. 60
b. Mu. lat. und dors. 61
2 Darmkanal:
a. Stoma und Ösophagus 62
b. Magendarm 62
c. Klappe und Enddarm 64

Kapitel III: **Die Metamorphose.**

Verhalten der Gewebe des Rumpfes und Kopfes.
Verhalten der Muskulatur 66
„ des Nervensystems 68
„ des Darmtraktus. 69
Verhalten und Schicksal der speziell larvalen Gewebe 70

Tafelerklärungen.

Einleitung.

Unter dem Titel „Trochophora-Studien" sollen hier zunächst zwei Beiträge zur Entwicklung von Polygordius erscheinen, von denen der eine in diesem Heft vorliegt und die Entwicklung der in der Nordsee gefundenen Polygordius-Species aus ihren Trochophoren behandelt, während der zweite — ebenfalls seit längerer Zeit im wesentlichen abgeschlossen — sich mit den allbekannten Polygordius-Larven des Mittelmeeres und ihrem Schicksal beschäftigen wird.

Diese Trennung ist jedoch weder eine lediglich geographische noch auch eine streng geographische. Wie ich schon in einem Vortrag*) auf dem Internationalen Zoologenkongress zu Berlin kurz ausgeführt habe, können wir als „Nordsee-Typus" und „Mittelmeer-Typus" der Polygordius-Entwicklung zwei ganz verschiedenartige Werde-Prozesse dieser niederen Würmer unterscheiden. Der Letztere (Pol. neapolitanus und triestinus [nov. spec.]) ist durch Hatschek berühmt geworden: an der Larve sprosst zapfenartig der Wurmkörper hervor, die Trochophora selbst („Kopfblase") wird dabei kleiner und kleiner und verwandelt sich schliesslich, wie die bisherigen Beobachter angeben, durch Veränderung ihrer Zellen in den Kopf des Annelids.

Diese so häufigen Larvenformen des Mittelmeeres (auch im Indischen und Stillen Ocean beobachtet) sind in unseren Meeren noch nie gesehen worden, die Polygordien der Nordsee (Pol. lacteus und appendiculatus (?)) entstehen vielmehr innerhalb der Larvenhaut, in welcher ihr Rumpf unter sehr komplizierter Faltung seiner Teile heranwächst, bis er die Larve sprengt, um vermöge einer rapiden Metamorphose Wurmgestalt zu gewinnen. Der Kopf (Prostomium) entsteht aus der Scheitelplatte der Larve, die Larvenhaut mit ihren Wimperreifen, Radiär-Nerven, Ganglienplexus, Drüsen und Muskeln wird abgestossen oder gefressen; das Annelid entsteht durch Neubildung, wie etwa eine Nemertine aus dem Pilidium hervorgeht.

Ich habe aber (l. c.) auch gezeigt, dass so tiefgreifend, wie es zunächst scheint, der Unterschied beider Entwicklungstypen unseres Wurmes nicht ist, sondern dass wir eine prinzipielle Gleichartigkeit, aber im Sinne des letztskizzierten Modus, feststellen können. Auch die „Mittelmeerlarven" bilden das Annelid neu aus Kopf- und Rumpfkeimen, nur dass letztere Anlage nicht nach innen, sondern nach aussen (und daher ohne der Faltenbildung zu benötigen) weiter wächst. Gleichwohl ist aber der Entwicklungsgang wie auch die Larvenhistologie bei beiden Typen so verschieden, dass eine völlige Trennung in der Behandlung rationell erscheint.**) Dass dabei eine einheitliche Darstellung des Larvenbaues und der Wurmbildung

*) Verhandl. des V. Internat. Zoolog.-Kongresses zu Berlin 1901.

**) In einer früheren Arbeit „Über den feineren Bau der Pol.-Larve der Nordsee und die Entstehung des Annelids in derselben" (A. Hoffmann, Leipzig 1901. (Habil. Schr.) wurde die Mittelmeerlarve zugleich mitbehandelt. Jene Publikation enthält also einen Teil der „Trochophora-Studien I und II", welch letztere jedoch in vielen Punkten eine wesentliche Weiterführung des dort Mitgeteilten darstellen.

gerade der „Nordsee-Larven" vorausgehen soll, erklärt sich abgesehen von der zeitlichen Folge der Untersuchungen — die hier zu schildernden Verhältnisse gaben erst den Anlass, unsere Anschauungen über die bekanntere Larve zu revidieren — einerseits daraus, dass wir hier die Neubildungsprozesse in viel schärferer Prägung antreffen, als bei den Mittelmeer-Larven, wo sie sich mehr allmählich abspielen. Andrerseits sind auch die ganz eigentümlichen histologischen Verhältnisse der Trochophora (bes. Nervensystem, Drüsen, Troche) bei den höher organisierten Nordseelarven weit besser zu studieren, als bei den mediterranen Larven, welche nicht den sprossenden Rumpf schützen und halten müssen und daher in allen ihren Teilen viel weniger ausgebaut erscheinen.

Dagegen konnte die Entwicklung der Trochophora aus dem Ei, sowie das erste Auftreten der Rumpf- und Kopfkeime*) nur an den Triestiner und Neapler Larven studiert werden. Indessen führt die frühe Entwicklung der Mittelmeerlarve zu einem Stadium, an welches auch die jüngsten pelagischen Larven der Nordsee anknüpfen, so dass durchaus anzunehmen ist, dass die frühe Entwicklung beider Larventypen im wesentlichen übereinstimmt. Da diese nun beide fast identische Anneliden (cf. Pol. neapolitanus u. P. lacteus) produzieren, ist eine solche Gleichheit der Larven bis zur Rumpfbildung, die erst eigentlich den Unterschied beider Typen bedingt, zum mindesten nicht unwahrscheinlich.

Soweit zur Einführung und zugleich vorläufigen Orientierung über die hier in Betracht kommenden Verhältnisse.

Die Untersuchungen wurden im August bis Oktober 1895 in Helgoland begonnen, während welcher Monate die Larven dort (bes. im September) nicht selten sind, wenn sie auch stets einzeln gesucht werden müssen und niemals annähernd in solchen Mengen auftreten, wie man ihre Verwandten zu Zeiten bei Neapel oder in der Adria trifft.

Es ergab sich dabei zunächst, dass die grossen Larven (Taf. I, Fig. 1 etc.) ohne dunkles Troch-Pigment zu P. lacteus, die um die Hälfte kleineren mit starker Pigmentierung des Wimperreifs (Taf. I, Fig. 6 etc.) zu einer kleinen Spezies mit Aftercirren gehört, welche vielleicht mit Fraipont's P. appendiculatus in Neapel identisch ist, obwohl dieses Autors Spezies-Diagnose in drei Punkten nicht passt. —

Erst im Frühling 1899 konnte die Arbeit wieder aufgenommen werden und im Spätsommer desselben Jahres in Helgoland fortgeführt werden. Auch im August 1900 und 1901 gewährte mir die dortige Kgl. Biologische Anstalt Gastfreundschaft, für die, wie für die vielfachen Bemühungen während meiner Abwesenheit ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Direktion und der Beamten zu herzlichem Dank verpflichtet bin. Ebenso möchte ich hier die Gelegenheit benützen, den zoologischen Stationen in Neapel (1900), in Triest (1901), Rovigno und Villefranche (1901) für Gastfreundschaft und sonstige Unterstützung bestens zu danken, ebenso den Herrn Dr. Schneider, Kwietniewsky, Ashworth für freundliche Übersendung von Vergleichsmaterial. Endlich kann ich nicht umhin, meinem liebenswürdigen Verleger, Herrn E. Nägele, sowie der Lithographischen Anstalt von Werner und Winter für besonderes Entgegenkommen bei der etwas langwierigen Vorbereitung dieser Arbeit herzlichen Dank zu sagen.

*) Vergl. citierten Vortrag.

Historisches.

Die Geschichte der Helgoländer Trochophora beginnt mit Lovén*), der 1842 diese Larve als die erste des Trochophoratypus beschrieb, welcher daher auch bekanntlich den Namen „Lovénsche Larve" führt. Es ist merkwürdig: die Zoologie versteht unter diesem berühmten Namen eigentlich eine andere Entwicklungsform, nämlich die der besonders durch Hatschek bekannt gewordenen Mittelmeerlarve. Das rührt daher, dass Lovén selbst die Entwicklung seiner Larve verkannte und in der Weise deutete, wie sie dann zufällig bald darauf von Agassiz**) und Schneider***) an einer andern Larve wirklich gesehen wurde. Aus den Abbildungen Lovéns und auch schon aus dem Fundort (Nordsee) geht aber mit Sicherheit ihre Zugehörigkeit zu unserem „Nordseetypus" hervor, nur dass Lovén die Wurmfalten, die innerhalb der Larvenhaut liegen, als Segmentierung dieser letzteren auffasst. „Die obere erhöhte Seite (i. e. in Wirklichkeit Unterseite = Hyposphäre) schoss immer mehr hervor und teilte sich in Ringe . . . Jeder neugebildete Ring bestand aus vier Teilen. Von diesen waren zwei, der vordere und hintere, grosse, entsprechende, aussen von einer Muskelschicht bedeckte Halbringe und die beiden andern kurze Seitenstücke, welche die vorigen vereinigen." (l. c. p. 303.) Aus dieser Larve sollte ein Borstenwurm hervorgehen. Schneider fand und untersuchte zwar den wirklich ihr zugehörigen Polygordius lacteus, fand aber wiederum die rechte Larve nicht, sondern bildete dazu eine Mittelmeer-Larve von Villafranca ab, die nun zwar der Beschreibung, aber nicht dem wirklichen Objekt Lovéns entspricht.

Dann wurde eine jedenfalls ähnliche Larve von Metschnikoff (1870)†) beschrieben und sie selbst ausführlicher von Rajewski (1871)††) behandelt. Rajewski erkannte die Grundzüge der Entwicklung richtig, vermochte aber nicht, in die eigentliche Natur der Metamorphose einzudringen. Die Kopfbildung und „das Verwachsen des oberen Knotens (= Scheitelplatte) mit den Falten" ist ihm „ganz dunkel geblieben". Die Details der Entwicklung wie der Histologie mussten ihm, da er im wesentlichen am Lebenden beobachtete, entgehen, jedoch sah er z. B. den Ringmuskel und die Wimpergruben der Scheitelplatte. Die Drüsenzellen des Proto-

*) Arch. für Naturgeschichte von Wiegmann 1842.

**) Annals of the Lyceum of Nat. History New-York 1886.

***) Müllers Archiv 1868.

†) Bull. acad. St. Petersb. XV. Eine kurze Notiz über diese sowie die gewöhnliche „Mittelmeerlarve", beide von Villefranche.

††) Ber. der Ges. d. Fr. d. Naturk. zu Moskau X. (russisch.)

trochs sah er, aber hielt sie für „gewöhnliche Epithelwimperzellen." Das Muskel- und Nervensystem entging ihm, merkwürdiger Weise auch die Haupt- und Seitennephridien, obwohl besonders erstere an der lebenden Larve weit besser zu sehen sind als am Präparat. Seitdem ist diese Larve nicht mehr untersucht worden. Dagegen erschien dann 1878 die klassische Arbeit Hatscheks*) über die Triester Polygordius-Larve, mit der ich mich ebenso wie mit Fraipons Monographie des Neapler Polygordius**) später des öfteren werde zu beschäftigen haben. Die beiden Larven dieser Autoren — die Triestiner gehört zu einer neuen, noch nicht beschriebenen Species — werden in diesen Blättern als „Mittelmeerlarve" im Gegensatz zu den hier geschilderten „Nordseelarven" geführt. Jedoch hat man letzteren Typus, oder dem sehr Ähnliches, ganz selten zwar, auch nach Metschnikoff im Mittelmeer beobachtet. Kleinenberg***) sah solche Larven bei Messina und Ischia; er schreibt (p. 194): „Es giebt Larven, die einen in Verlegenheit bringen können. Ich fand einmal eine grosse Annelidentrochosphära von fast kugeliger Gestalt", in der „ein sehr langer, vollständig ausgebildeter Anneliden-rumpf wie ein Tau aufgewickelt" lag. Von solchen Larven glaubt Kleinenberg drei verschiedene gefunden zu haben, „von denen eine einen echte Polygordius hervorbringt." Dabei hält er den Wurmkörper für beweglich innerhalb der Larvenhaut: „Beliebt es der Larve, so drängt sie den Rumpf zurück, um ihn darauf wieder mit einer sehr schnellen Bewegung bis zum Verschwinden in sich einzuziehen." Wenn das stimmt, haben wir hier einen dritten Polygordius-Larven-Typus vor uns, jedoch ist es fraglich, ob diese äusserst seltenen Larven normale Vorkommnisse sind und etwa, wie Fraipont annimmt, zu Polygordius appendiculatus gehören. In Neapel, wo dieser Wurm gefunden wird, ist die so abweichende Trochophora, wie mir Dr. Lo Bianco sagte, ganz unbekannt, jedoch teilte Prof. Spengel (in der Diskussion meines Berliner Vortrags) mit, dass auch er derartige Larven im Mittelmeer vereinzelt†) gefunden habe; die dort arbeitenden Kollegen seien daher auf diese seltenen Formen besonders aufmerksam gemacht und um etwaige Mitteilung gebeten.

Technische Bemerkungen.

Die Larven wurden vornehmlich nach Flemming, mit Sublimat (in Seewasser conc.) oder Sublimat-Alkohol-Essigsäure††) konserviert, später wurde fast ausschliesslich letztere sowie die Hermannsche Flüssigkeit angewandt; von Nutzen zur Erhaltung nervöser Feinheiten erscheint der Zusatz von einigen Tropfen Formol zu allen Gemischen, eine Angabe, die ich der Freundlichkeit Prof. Ehlers verdanke und deren Wert ja nunmehr schon von mehreren Seiten anerkannt ist.

Der blasenartige Bau der Larve erforderte weiterhin eine besondere Technik, die für solche Objekte vielleicht noch nicht angewandt ist. Die Larven wurden entweder nach der Färbung oder vorher mit feinsten Nadeln in die Hemisphären zerlegt, die Rumpfanlage und der Darm herauspräpariert und letzterer sowohl als die Halbkugeln oder Teile davon flach

*) Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Tom. I.

**) Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Band XIV.

***) Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschrift für Wiss. Zoologie Band 44.

†) Nach freundlicher Zuschrift 2—3 Exemplare. Nachschrift: Inzwischen gelang es mir, ebenfalls 3 Ex. (in Villefranche) zu finden.

††) Subl. conc. 1 Teil, Alkohol 80 % 1 T., Eisessig 0,2 T.

ausgebreitet (durch einen radiären Schnitt mit geschliffenen (ophthalmol.) Nadeln und Deckglasdruck).

Gefärbt wurde vorwiegend mit Eisenhämatoxylin (nach Heidenhain), wodurch neben der bekannten exakten Kernfärbung eine so scharfe Schwarzdifferenzierung der kontraktilen Elemente erzielt werden konnte — auf Flachpräparaten und Schnitten —, wie ich sie sonst nie gesehen habe. Besonders die ausserordentliche Abstufungsmöglichkeit dieser Färbung war von Wert, ja unentbehrlich.

In der schönsten Weise ergänzt wurde diese Methode durch Anwendung von Apáthys Hämatein „I A", das die Muskeln ganz blass liess, aber die Fasern vornehmlich des Ganglienplexus herauszudifferenzieren ermöglichte. Das Präparat wurde ursprünglich für Neurofibrillen angegeben und der Autor hat wohl selbst kaum erwartet, dass es auch die primitiven Plasmastränge eines diffusen Nervensystems zu differenzieren gestatten würde. Allerdings gelingt das durchaus nicht stets in der gewünschten Weise, vielmehr muss sorgfältig die richtige Dauer der Färbung (ca. 2—3 Tage) und Differenzierung in absolut reinem H_2O (ca. 1—2 Tage) abgepasst werden. Diese Färbung ist nur für Flächenpräparate zu verwenden und muss je nach Konservierung, Alter der Larve etc. reguliert werden. Schnitte wurden vorwiegend mit recht altem Eisenhämatoxylin und nachher mit Orange G. oder Eosin gefärbt.

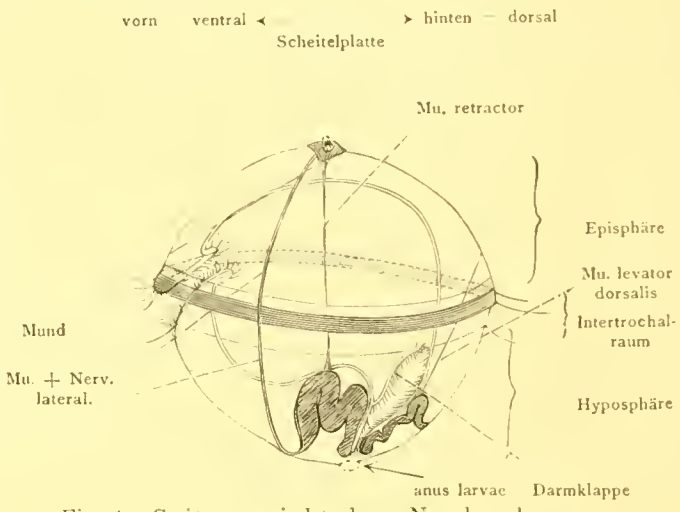


Fig. 1. Seitenansicht der »Nordseelarve«.

Nicht vergessen möchte ich die ausserordentliche Bedeutung, welche der neuen stereoskopischen Lupe von Zeiss für das hier nötige minutiöse Präparieren, Zerzupfen, für Einbettung, Orientieren etc. zukommt. Auch einen Hinweis auf die inzwischen ja auch von anderen als vortrefflich befundene Methode der Einbettung in Nelkenöl-Collodium, wie sie R. W. Hoffmann*) angegeben hat, möchte ich nicht unterlassen.

Bezeichnung der Hauptabschnitte und Axen des Larvenkörpers.

Bekanntlich ist die Benennung der Teile der Trochophora eine recht schwankende, und dabei sind diese Namen mit grosser Vorsicht weiter zu gebrauchen, da sich mit ihnen meist bestimmte theoretische Vorstellungen verknüpfen. So betrachtet Hatschek**) die Trochophora nur als Kopfblase des Wurmes, seine Namen „Scheitelfeld" und „Gegenfeld", „präorale Kopfregion" und „postorale Kopfregion", „Kopfhöhle" (= Blastocöl) beziehen sich

*) Z. für wiss. Micr. 1894, 1901.

**) l. c. und „Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius." Arb. Zool. Inst. Wien 1885.

alle auf den Polygordius-Kopf, in welchen sich die ganze Trochophora unter Umbildung ihrer Zellen verwandeln soll.

Die Namen Kleinenbergs*) andererseits: „Subumbrella“ und „Umbrella“, bezeichnen deutlich die Ansicht ihres Schöpfers, derzufolge die Trochophora als ein medusenartiger Organismus aufzufassen sei. Um ferner der Benennungsweise der Eisigschen Capitella-Arbeit**) zu gedenken, welche sich den grossen älteren Arbeiten Hatscheks und Kleinenbergs mit modernen Gesichtspunkten würdig anreiht, so ist dessen „Prosoma“, „Soma“ und „Pygidium“ auf unser Objekt nicht zu übertragen, schon weil dieses nicht wie die Capitella-Larve in drei Körperabschnitte zerfällt, welche in die betreffenden Teile des Wurmes übergehen. Nähere Bezugnahme auf diese wie die andern zugehörigen Arbeiten erfolgt später. Ferner ist noch die Arbeit Häckers***) zu erwähnen, welcher für zahlreiche Trochophoren den Ausdruck Umbrella acceptiert, für Subumbrella aber „Hinterleib“ oder „Wurmkörper“ anwendet, was also unserer von der Larve eingeschlossenen „Rumpfanlage“, aber nicht dem posttrochalen Körperabschnitt der Trochophora selbst, entsprechen würde.

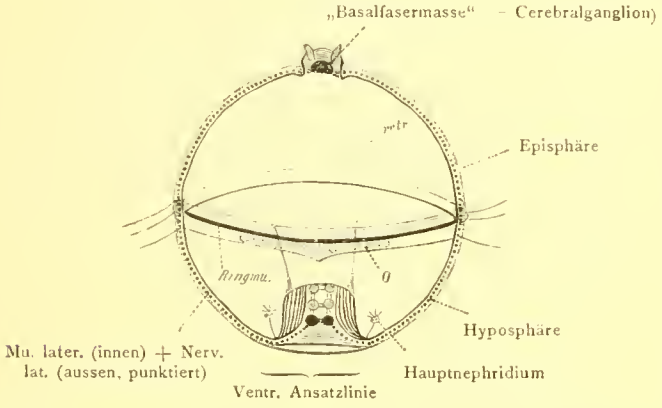


Fig. 2. Schematische Vorderansicht der Nordseelarve.
Darm nicht eingezeichnet. Seitennerv punktiert.
Cerebralganglion und Unterschlundganglion schwarz.
o = Mund. retr. = Mu. retractor.
Die Ventralfalte verdeckt die hinter ihr liegenden Rumpfteile.

Die neutralen Ausdrücke „Obere Hemisphäre“ oder „Episphäre“ und „Untere Hemisphäre“ oder „Hyposphäre“ schienen mir daher zumal wegen der von früherer Anschauungsweise abweichenden Auffassung dieser Teile eine unabweisbare Unannehmlichkeit zu sein, wenn ich nicht schiefe Vorstellungen ermöglichen wollte.

Was die Körperachsen betrifft, so bezeichne ich — nach der natürlichen Stellung der Larve beim Schwimmen — den Scheitelpol als oben, den Afterpol als unten, den Mund als vorne (im Sinne der Trochophora, wenn auch der in ihr gebildete Wurm nach der Metamorphose den aus der Scheitelplatte entstandenen Kopf vorn, den neugebildeten Mund unten trägt). Die unentbehrlichen Begriffe dorsal und ventral müssen wegen der rechtwinkligen Knickung des Darmes besonders präzisiert werden. Indem wir die Enddarmrichtung, die auch dem Darmverlauf im Wurm entspricht, als Hauptrichtung auffassen, ist dorsal = hinten, ventral = vorn. Diese Begriffe behalten also nach der Metamorphose Geltung, nur ist dann natürlich Bauch und Rücken = unten und oben. Alle übrigen der Bequemlichkeit dienenden Termini werden an Ort und Stelle erklärt.

*) l. c.

**) Die Entwicklung der Capitelliden. Mitteilung. der Neapler Station 1898.

***) Pelagische Polychaeten-Larven, Zur Kenntnis des Neapler Frühjahrs-Auftriebs. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie LXII, Heft 1.

Cap. I.

Der Bau der Polygordius-Larven der Nordsee.

Die Leibeswand der Trochophora stellt eine Hohlkugel dar, welche in der Ruhelage polar abgeplattet ist, deren dorsoventraler Durchmesser also ein wenig länger erscheint als die Vertikalachse (Taf. I Fig. 1). Der untere (After-)pol ist etwas nach der Dorsalseite verschoben. Die Form ist je nach Kontraktionszustand der zahlreichen Muskeln sehr verschieden, häufig zeigt die Larve fast reine Kugelform. Ganz reife Larven haben meistens einen grösseren interpolaren als aequatorialen Durchmesser (Taf. VII Fig. 4).

Diese Hohlkugel besteht aus einer sehr dünnen Zellschicht, dem larvalen Epithel, unter welchem sich zerstreut Muskelfasern, Nervenfasern, Ganglienzellen und Drüsenzellen finden.

A. Die Haut der Trochophora.

Topographisches: Das Epithel geht am oberen Pol in die Scheitelplatte über, am Äquator in die beiden Troche, während es am unteren Pol mit einer meist querschlitzförmigen Öffnung abschliesst. (Taf. II Figur 1.) Diese Öffnung der Larvenhaut liegt dem eigentlichen After vor und ist von ihm durch einen besonderen Raum (Periproktraum) getrennt, dessen untere Wand von Larvenepithel, dem „Analfeld", gebildet wird. Dieses wird begrenzt durch die „Ansatzlinie", in deren Verlauf die anderen Wände des Periproktraums auf die Hyposphäre stossen. Davon später (pag. 42. Vergl. Tafel VII Fig. 1 u. a., und für die charakteristische Zeichnung der Ansatzlinie Taf. II Fig. 1.) Im hinteren Abschnitt des Analfeldes liegt der „anus larvae" (s. Text-Fig. 1, und z. B. Taf. VII Fig. 1), welcher von zirkulären Muskelfasern umgeben ist, die ihn sphinkterartig erweitern und verengern können.

Histologie: Die ausserordentlich abgeplatteten Epithelzellen sind mit einander unter Bildung unregelmässiger meist sechseckiger Konturen eng verfalzt, sodass die Zellgrenzen selten deutlich sichtbar werden. Die Zellkerne sind ebenfalls enorm abgeplattet, so dass sie die relativen Dimensionen einer dünnen Münze zeigen. Mit vorrückendem Alter werden sie immer dünner und ihre zunächst rundliche Kontur wird in unregelmässiger Weise eingebuchtet und förmlich zerfetzt (Taf. III Fig. 6). Dabei schliessen sich häufig die Enden zweier Kernfortsätze wieder

zusammen, sodass ringförmige Kerne entstehen. Die Kerne zeigen eine auffallende Plastizität den sie berührenden Muskeln, Nerven und Drüsen gegenüber. Liegt ein solcher z. B. über dem allmählich sich verbreiternden Seitennerven, so zeigt er sich alsbald in zwei Teile zerschnürt, die im Bereich der Nervenfasern nur durch eine schmale Brücke verbunden sind. Im Liningerüst des Kerns liegt eine einfache Schicht verschieden grosser Nukleolen und Chromatinteilchen.

Die Zellen tragen an ihrer Aussenseite eine ziemlich dicke Cuticula. Die Abstammung derselben von der Eihaut muss ich nach Befunden an der sich bildenden Trochophora von Pol. neapolitanus bezweifeln. Die Cuticula zeigt schon bei jungen Larven auf ihrer Oberfläche zahllose Höcker, aus denen bei älteren Larven ziemlich lange, gestielte Fortsätze werden, welche die dünne Leibeswand wie eine Art Pelz umschliessen und, wie man wohl annehmen muss, sie verstärken und fähig machen, die im Innern gebildete bewegliche Rumpfanlage festzuhalten und zu schützen.*) (Taf. XI, Fig. 2.)

Die Entstehung dieser auffallenden Cuticularbildung ist, wie bei den meisten derartigen Bildungen, auch hier ziemlich dunkel; Schrumpfung ist natürlich ausgeschlossen, da sie während des Wachstums der Larve ensteht.

Die Cuticula bedeckt die ganze Oberfläche der Trochophora bis auf die Scheitelplatte und die Troche. Auch die untere, wimpertragende Hälfte — aber nur diese — des Intertrochalraums ist von ihr frei. Ausserdem wird Cuticula wie Epithel oberhalb jeder Drüsenzelle von einem „Drüsenloch" durchbohrt (Taf. III Fig. 6.); die das Prototroch-Drüsenpolster bedeckende Hautpartie ist daher siebartig durchlöchert (Taf. V Fig. 5). Zwischen den Drüsenlöchern sind die cuticularen Fortsätze und Wülste in sehr charakteristischer Weise angeordnet, indem sie sich um jedes Loch rosettenartig gruppieren. Bei älteren Larven zeigt oft auch die innere Fläche der Epithelzellen einen Cuticula-artigen Belag, der porös erscheint und sich oft sehr stark tingiert.

An der Innenfläche dieses Epithels finden sich vier Arten von besonderen Zellen verteilt, nämlich Drüsenzellen, Ganglienzellen, Muskelzellen und Bindegewebszellen.

B. Larvale Drüsen.

Bei weitem am häufigsten sind die Drüsenzellen, von denen bei reifen Larven auf etwa 4—6 Epithelzellen eine kommt. Sie sind die einzigen am Aufbau der Trochophorahaut beteiligten Elemente, welche meistens nicht an der Zellabplattung teilnehmen. Nur auf der Hyposphäre ganz von der Wurmanlage erfüllter (reifer) Larven erscheinen diese kugligen Zellen stellenweise zu unregelmässigen Plaques breitgedrückt. (Taf. III Fig. 7.)

Die Zellen sind ziemlich gross, rund oder oval, meist nach einer Seite in eine Spitze ausgezogen, in welcher der Kern eingekeilt liegt. Um den Kern liegt eine geringe Menge Plasma, das übrige Zelllumen ist von runden gelblichen Kugeln eingenommen, die sich mit Osmium und Eisen schwärzen und auf Schnitten wiederum aus feinen Körnen zusammen geballt erscheinen. Die Masse macht einen „fettartigen" Eindruck. (Taf. IV, Fig. 5.)

*) Ähnliche Cuticularbildungen finden sich nicht selten, z. B. auch bei manchen sonst ungeschützten Rotatorien. (Vergl. Gast, Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax Z. f. w. Zool. LXIII. 2.)

Wie schon erwähnt wurde, findet sich über jeder reifen derartigen Zelle ein Loch in der Leibeswand und wie gleich hinzugefügt werden mag, konnte an den gleichen Zellen im „Drüsenwulst" des Prototroch, die Exkretion dieser körnigen und kugligen Masse am Lebenden und auf Präparaten nachgewiesen werden.

Es sind also sicher Drüsenzellen und alle ähnlichen „Körnerzellen", die besonders im Darmkanal verschiedener Wurmlarven*) gefunden und nach ihrem histologischen Habitus auch vielfach als Drüsen angesprochen wurden, werden ebenfalls Exkretionsorgane sein.

Das Merkwürdige an diesen Zellen bei der Helgoländer Larve ist ihre Art der Vermehrung und Wanderung. (Taf. III, Fig. 7 etc.)

Das dem einen Pol der Zelle aufgesetzte, fast stets den Kern bergende Spitzchen findet sich häufig zu einem immer länger werdenden Fortsatz ausgezogen, in den der Kern hineinrückt, um wieder dessen äusserste Spitze einzunehmen. Der verbindende Plasmafortsatz wird dann dünner und dünner, bis das entsteht, was man sehr häufig, namentlich unter dem Epithel jüngerer Larven sieht, nämlich eine „Ballon-Zelle". Eine solche besteht aus einer grossen mit Sekretmasse erfüllten Kugel, die mit der viel kleineren „Gondel"-Zelle durch einen feinen Plasmafaden verbunden ist. Die Gondelzelle enthält den Kern, etwas Plasma und nach einiger Zeit ebenfalls Sekretkugeln; solche finden sich nicht selten auch in dem Verbindungsfaden. Die Gondelzelle wächst, bis sie der Mutterzelle gleich kommt und bildet einen neuen Fortsatz — u. s. w. So entstehen Reihen von 4—6 „Ballonzellen", die jedoch zusammen nur einen Kern besitzen — und zwar stets in der letzten, also der Gondelzelle. Solche Gestaltveränderungen, die zugleich eine Ortsveränderung bedingen, liessen sich auch an der lebenden Larve beobachten. Sie gehen jedoch ziemlich langsam vor sich und mehr als die Abtrennung einer solchen Gondelzelle lässt sich nicht beobachten, da die Larven unter dem Objektiv nicht lange genug frisch bleiben.

In den kernlosen Mutterzellen findet man ausser dem Sekret nur ein wenig Plasma am Ansatz des Verbindungsfadens. Das Sekret wird durch ein im Epithel, dem die reife Zelle anliegt, entstehendes kreisrundes Loch (bei *Fig. 7, Taf. I) entleert.

Der Kern scheint auf seiner Wanderung schliesslich desorganisiert zu werden; während er in einer einfachen Drüsenzelle oder einer Gondelzelle erster Ordnung ein deutliches Gerüst und tief tingierbare Nukleolen zeigt, erscheint er am Ende einer solchen Reihe meistens blass und undifferenziert.

Besonders der einreihige Kranz grosser Drüsenzellen unterhalb des Metatrochs zeigt fast stets solche „Ballon"-formationen, die meist analwärts gerichtet sind (s. Textfig. 5) und die Hyposphäre mit Drüsen versorgen, während für die Episphäre der Prototroch-Drüsenwulst wenigstens zum Teil dieselbe Aufgabe zu haben scheint.

Bei diesen Teilungen handelt es sich nicht um eigentliche Zell-Vermehrung, niemals ist eine Mitose zu beobachten, aber auch amitotische Kernzerschnürung tritt nur sehr selten auf. Das Absonderliche liegt darin, dass die Mutterzelle mit Sekret gefüllt, aber kernlos an ihrem Platze bleibt, während der Kern mit etwas Protoplasma an einer anderen Stelle seine exkretorische Thätigkeit aufnimmt, um nach einiger Zeit wieder weiter zu wandern. Dass derselbe durch

*) Beispiele: Lopadorhynchus Kleinenb. l. c., Polynoë („Perlzellen") Häcker (Die spätere Entwicklung der Polynoë-Larve. Zool. Jahrb. Bd. VIII).

die dünnen Plasmafäden auf die zurückgelassenen kernlosen Teile der Reihe nach Einfluss hat, ist wohl unwahrscheinlich, diese Zellteile scheinen vielmehr rein mechanisch, durch den Druck der überall verbreiteten Muskelfasern, ihr Sekret durch das „Drüsenloch" zu entleeren. Es kommt jedoch durchaus nicht immer zur Entleerung, in den abgeworfenen Hemisphären der metamorphosierten Larve finden sich stets viele solcher Zellen oder Zellteile noch prall gefüllt vor.

Dieser eigentümliche Modus der Verbreitung von exkretorischen Zellen scheint auf die Nordseelarve beschränkt zu sein; die Mittelmeerlarve zeigt nichts davon, doch könnten vielleicht bei anderen Annelidenlarven, deren Körnerzellen bekannt sind, ähnliche Reihenbildungen statthaben, und nur wegen der Dicke der Haut den Beobachtern entgangen sein.

C. Bindegewebe der Trochophora.

Das larvale Bindegewebe entsteht, wie wir bei Pol. neapolitanus sehen werden, aus Zellen, die schon auf dem Blastulastadium die verdickte ventrale Blasenwand verlassen und mit ihren Fortsätzen die Furchungshöhle durchziehen.

Aus ihnen gehen das mesenchymatische Bindegewebe und zum Teil die Muskeln der Trochophora hervor. Ersteres besteht aus unregelmässigen, meist spindelförmigen Zellen, welche frei in das Blastocoel vorragen. Beide Enden sind ausgefasert. Der Unterschied zwischen ihnen und den mesenchymatischen Muskelfasern erscheint stellenweise verwischt, indem letztere sich an einem Ende in feine und feinste Faserchen auflösen, welche wie ein ausserordentlich zartes, aber besonders bei älteren Larven ziemlich dichtes Gespinnst das Blastocoel erfüllen und wohl als „Bindegewebe" anzusprechen sind.

An der lebenden Larve lassen sich die typischen Mesenchymelemente jedoch leicht erkennen, besonders diejenigen, welche sich mit einem Ende am Darm, mit dem andern an der Haut festgeheftet haben, oder sich zwischen Darm und Nephridien (Haupt-, wie Seiten-N.) resp. zwischen diesen und der Haut ausspannen. Zweierlei fällt an ihnen auf:

Einmal sind sie lebhaft amöboid beweglich, ihr spindelförmiger Leib verlängert sich, schrumpft zusammen, sendet hier und dort Fortsätze aus, welche, wenn sie nicht alsbald einen Anhaltspunkt finden, wieder eingezogen werden. Häufig teilt sich auch die Plasmamasse in mehrere Teile, die auseinanderrücken, neu gebildeten Pseudopodien folgen und so Gestalt und Ort der Zelle schnell ändern. Besonders in den fein ausgesponnenen Ansatzfäden sieht man häufig lebhafte Bewegung, sie lösen sich los, verschmelzen, suchen neue Ansatzpunkte u. s. w. (Taf. 1 Fig. 12.)

Ferner fällt auf, dass in der Plasmaansammlung um den Kern wie auch in andern voluminöseren Teilen dieser Zelle lichtbrechende Körnchen und Kugeln sich finden, wie sie einmal in den Ballonzellen und andrerseits in den verschiedenen Abschnitten der Nephridien sich finden. Diese Körnchen fielen mir zumal in denjenigen Mesenchymzellen auf, welche mit den beiden Nephridialsystemen in Verbindung stehen, nämlich an den Tuben, Köpfchen (Hauptnephr.) und Horizontalgängen (Seitennephr.) mit ihren beweglichen Pseudopodien haften. Es erinnert das an Verhältnisse bei Rotatorien, wo Gast (bei Apsilus l. c.) sogar geradezu von „Exkretionsbindegewebe" spricht. Dasselbe ist hier bekanntlich ebenfalls amöboid und steht

in Verbindung mit den plasmatischen Ausläufern, welche die „Plasmahaube“ (Terminalzelle) der Wimpertrichter nach allen Seiten entsendet. Bekannt ist auch, dass solche Plasmanetze, die von der Aussenfläche der Wimpertrichter ausgehen, auch bei Plattwürmern (z. B. Lang: Gunda, Pintner: Cestoden) erwähnt werden.

D. Muskelsystem der Trochophora.

Wir haben verschiedene Kategorien von Muskelfasern zu unterscheiden, nämlich:

I. Muskeln des Trochophoragewebes:
  a) die Leibeshöhle frei durchsetzende „Blastocölmuskeln“,
  b) Subepitheliale Muskeln:
    α) spezielle Trochophora-M.
    β) Wurmmuskeln des Trochophora-Epithels.

II. Muskeln der Rumpfanlage:
  a) larvale (Mu. suspensores).
  b) definitive Wurmmuskulatur.

Die Herkunft dieser Fasern ist eine ganz verschiedenartige, nämlich die sub I genannten entstammen bis auf eine Ausnahme den oben erwähnten Urmesenchymzellen, während die innerhalb der Wurmanlage entstehenden aus dem Mesoblast derselben sich entwickeln.

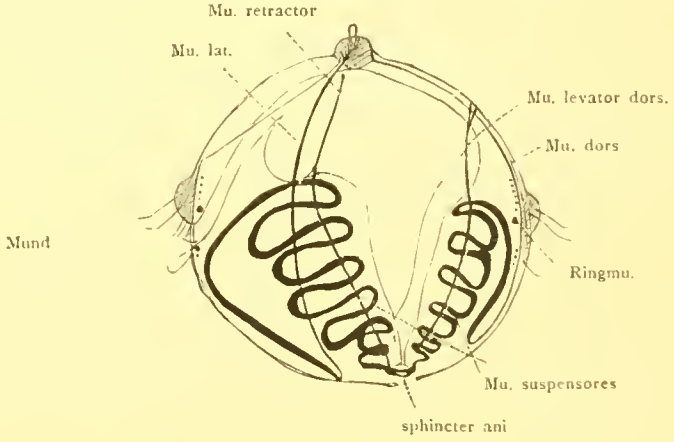


Fig. 3. Muskulatur einer beinahe reifen Larve. Es sind nur die Muskeln einer Seite ausgezeichnet. Die Trochmuskeln erscheinen als Querschnitte. Die gefalteten Muskelbänder der Rumpfanlage im Zusammenhang mit den Suspensoren. (Schematisch.)

(I a) Blastocöl-Muskeln.

Die hier in Betracht kommenden, sämtlich paarigen Fasergruppen verlaufen:

1. von der Scheitelplatte zum Oesophagus.

Jederseits am vorderen, unteren Rande der Scheitelplatte setzen ca. 6 bis 10 Fasern an, die neben Magen und Oesophagus hinziehen und an der Episphäre nahe oberhalb des Mundes inserieren. Sie vermögen diesen und den Oesophagus nach innen und oben zu ziehen, oder, was seltener geschieht, die Scheitelplatte nach vorn herabzuziehen. (Taf. 1, Fig. 1, 4. Textfig. 3.)

Die eigentlichen „Retraktoren“ der Scheitelplatte verlaufen jedoch:

2. von der Scheitelplatte zur Rumpfanlage.

Diese auffälligen und als ein Charakter der Trochophora durch Hatschek bekannten Muskeln setzen jederseits an der Unterfläche der Scheitelplatte derart an, dass sie dieselbe in

zwei Zipfel ausziehen. Sie inserieren innerhalb der Platte an den Tentakelanlagen und ziehen sich von dort gerade herab, sodass sie, kontrahiert, die seitliche Magenwand zu zwei scharf einschneidenden Kulissen gestalten. (Taf. VIII, Fig. 1.) In der Rumpfanlage, die sie am vorderen seitlichen Rande erreichen, setzen sie sich in Fasern fort, die bis zum Analwulst derselben reichen (s. weiter unten pag. 52). (Tafel I, Fig. 1, 2, 4, 6.)

Hatschek hielt diese starke Muskeln für einzellig, während Fraipont bei Pol. neapolitanus 4—5 Fasern konstatiert. In der That besteht auch der Retraktor der Triester Larve aus mehreren Zellen; derjenige der Helgoländer Larve setzt sich aus 10—15 Fasern zusammen, deren Kerne — stets weniger als Fasern — in der Mitte des Muskels liegen. Dieser ist von einer zarten Plasmascheide umgeben, die bei Kontraktion quer gefaltet wird, wodurch eine „Querstreifung" (Fraipont) vorgetäuscht wird. Der Zweck und die Funktion des Muskels sind doppelt, ausser seiner Hauptfunktion als Retraktor der Scheitelplatte vermag er auch im Verein mit dem Levator dorsalis, die Rumpfanlage nach innen zu ziehen. Letzteres tritt ein, wenn bei Kontraktion des Retraktors die Scheitelplatte durch den geblähten Magendarm, dem sie aufsitzt, mehr fixiert ist, als die Wurmanlage, welche in diesem Falle die perianale Hyposphäre trichterförmig einzieht. Der Retraktor ist dadurch bemerkenswert, dass seine erste Anlage von der obersten Zelle des ganz jungen Mesodermstreifs gebildet wird (Adrialarve); später scheinen jedoch mesenchymatöse Fasern zur Verstärkung hinzugezogen zu werden.

Dem ventralen Retraktor entspricht am oberen Hinterrande der Rumpfanlage der Levator dorsalis, der:

3. von der Rumpfanlage zur dorsalen Episphäre zieht.

Dieser ebenfalls paarige (im Gegensatz zu dem unpaaren epithelialen Mu. dorsalis) Muskel inseriert mit feinen Endzweigen an der Episphäre, durchsetzt die Trochebene und gelangt so zur Wurmanlage, in der seine Fasern in gleicher Weise wie die des ventralen Retraktor, ihre Fortsetzung finden. (Taf. I, Fig. 2.)

Ausser diesen hauptsächlichen Blastocölmuskeln finden sich noch Fasern zwischen Magen und Hyposphäre und zwischen Rumpfanlage und Hyposphäre.

Sodann sind von gewisser Wichtigkeit die Ringfasern des Oesophagus, die diesem in grosser Anzahl dicht anliegen und als Kontraktoren wirken, ferner solche Fasern, die zwischen Ösophagus und Prototroch sich ausspannen.

Sie führen uns hinüber zu den

(I b) Subepithelialen Muskeln der Larve.

Während die Blastocölmuskeln sämtlich bei der Metamorphose der Zerstörung anheimfallen, giebt es unter dieser Kategorie solche Fasern (β), welche, obwohl im speziellen Zellverbande der Trochophora gebildet, in den des Wurmes beim „Ausschlüpfen" übergehen, während sie in ersterem eine rein passive Rolle spielen. An Menge und Kompliziertheit werden sie aber weit überboten durch die eigentlichen vergänglichen Epithelmuskeln.

α. Diese speziellen Trochophoramuskeln (des Epithels)

stellen ein dichtes System sich vielfach kreuzender Fasern und Bänder dar, die überall dem Epithel eng anliegen und dasselbe bei ihrer Kontraktion in Falten legen können. Die Bänder

und Fasern entspringen langen und flachen Zellen, die jederseits in einen oder mehrere Zipfel ausgezogen sind, von denen wiederum die eigentlichen kontraktilen Teile ausgehen. Die Fasern wurden von den Autoren bisher übersehen oder irrtümlich gedeutet, auf Flächenpräparaten lassen sich jedoch bei beiden Larventypen besonders mit Eisenhämatoxylin in äusserster Schärfe differenzieren. (Taf. III, Fig. 1—3 etc.)

Bei der Helgoländer Larve verlaufen diese Elemente recht unregelmässig und individuell verschieden, wenn auch die meisten der Fasern und besonders Bänder annähernd dorsoventral ziehen. Sie strahlen von Zellen aus, welche nahe oder unter den Seitennerven liegen und beschreiben zwar keinen Ring resp. Halbring, wie es sich auf Flächenpräparaten darstellt, sondern verlaufen: vom dorsalen Teil des Larvenäquators zuerst aufwärts (der Scheitelplatte zu), dann den Trochen parallel im Bogen nach vorn und hier (ventral) wieder eine Strecke gerade herab, um oberhalb des Mundes den Prototroch zu treffen.

Etwas regelmässiger, stärker und mehr zu Parallelringen geordnet verlaufen entsprechende Fasern der Hyposphäre, auf welcher andererseits eine andere Kategorie von Muskelfasern weniger ausgeprägt ist. Die beschriebenen dorsoventralen Muskeln werden nämlich überschnitten durch zartere mehr weniger meridional verlaufende Fasern, die teilweise in die Scheitelplatte und Troche hineinzuwachsen scheinen. — Die viel regelmässiger angeordneten Halbringmuskeln der Mittelmeerlarve sind bekannt unter dem Namen von parallelen Ringnerven, für die sie bisher angesehen wurden.

In dem Muskelgewirr, das die Hemisphären der Nordseelarve bedeckt, nehmen — ausser den späteren Wurmmuskeln: Mu. laterales und Mu. dorsalis — eine besondere Stellung noch die Ringfasern der Troche und des Anus larvae ein.

Trochmuskeln. Innerhalb der unteren Wimperzellenreihe des Prototroch findet sich ein ausserordentlich starker Ringmuskel, der aus ca. 10—24 Fasern sich zusammensetzt, je nach dem Alter der Larve. Die Kerne der ineinander greifenden Fasern finden sich überall verteilt. Mittelpunkt und Ende (Öffnung) nehmen also bei jeder Ringfaser andere Stellen ein, sodass die Summe der Ringfasern als geschlossener Ring funktioniert. (Taf. IV, Fig. 5—10, Taf. III, Fig. 4.)

Dieser Hauptmuskel wird von einzelnen Bändern und Fasern begleitet; besonders innerhalb des Drüsenwulstes verlaufen stets einzeln über einander 7—10 parallele Ringmuskelzellen verschiedener Stärke.

Ebenso findet sich ein Ringmuskel und einige ihn begleitende Solitärfasern innerhalb des Metatrochs. (Taf. III, Fig. 3, 4.)

Für die Histologie unserer Larve sind endlich noch sehr charakteristisch die Muskelfasern, welche Sphincterartig die polare Öffnung der Hyposphäre („anus larvae") umschliessen und sie erweitern und verengern können. Sie sind meistens sehr zart und besonders im erschlafften Zustand oft schwer nachzuweisen. Im Leben erscheint diese Öffnung meist quer schlitzförmig (s. Textfig. 5) oder oval, bei der Konservierung pflegt sie sich zu einem kreisrunden, scharf konturiertem Loch zusammen zu ziehen.

β. Wurmmuskeln des Trochophoraepithels.

Zu diesem epithelialen Muskelsystem der Trochophora treten nun mit Ausbildung der Wurmanlage zwei ebenfalls subepitheliale Fasersysteme, welche bei der Metamorphose in das

Gewebe des Wurms übergehen — allerdings unter ganz enormer Faserverkürzung, die mit der Lage auch den Habitus dieser Muskeln total verändert.

Mu. laterales. Bei mittelalten Larven erscheinen an der Innenseite der Seitennerven zunächst eine, dann mehrere Muskelfasern, die bald ein Band bilden, das dem Seitennerven an Breite gleichkommt und ihn an Dicke übertrifft. Diese Fasern verbinden sich am Ansatz der Rumpfanlage mit den in dieser ziemlich gleichzeitig gebildeten ventralen Längsmuskeln. Wie schon erwähnt, treten ja die Seitenmuskeln zugleich mit den Seitennerven an den äusseren Enden der ventralen Ansatzlinie in die Rumpfanlage ein. Die oberen Ausläufer der Mu. laterales inserieren an den seitlichen Aussenflächen der Scheitelplatte, nachdem sie bei dem gemeinsamen Eintritt mit den Seitennerven diese überkreuzt haben, um von deren Innenseite an die Aussenfläche zu gelangen (cf. Schema Textfig. 2).

Schon die ersten Fasern der Mu. laterales treten gleichzeitig in beiden Hemisphären auf und sind den übrigen kontraktilen Mesenchymfasern des Epithels ganz gleich, sie unterscheiden sich von den an ihrer Aussenseite liegenden Nervenfasern durch ihre Dicke, ihren geraden Verlauf und durch die Schwärzung mit Eisenhämatoxylin, ohne das sie in den jüngsten Stadien garnicht nachzuweisen sind. (Taf. III, Fig. 3, 3a, Taf. V, Fig. 7.)

Mu. dorsalis. Der dorsale Epithelialmuskel der Polygordiuslarve ist unpaar, seine Fasern ziehen von der Scheitelplatte im hinteren Meridian der Hemisphären zum dorsalen Ende der Rumpfanlage, in die er fächerförmig ausstrahlt, um sich in deren beide dorsale Längsmuskeln fortzusetzen. Er ist jedoch schon vor diesen vorhanden; während er aber auf frühen Stadien aus 2—4 Fasern besteht, setzt er sich bei älteren Larven aus 15 bis über 20 ziemlich starken Fasern zusammen, die in einer Schicht parallel neben einander laufen. (Taf. III., Fig. 1, Taf. I, Fig. 13 u. a.)

Seine und der beiden Mu. laterales Funktion ist die, bei der Metamorphose die Scheitelplatte, resp. den aus dieser entwickelten Wurmkopf, an die ventralen und dorsalen Vorderränder des Rumpfes heranzuziehen und zu befestigen. Er entspricht dabei beiden Seitenmuskeln, indem er allein die Kopfanlage mit den zwei dorsalen Längsmuskeln verknüpft, während die diesen durchaus homologen zwei Ventralmuskeln des Rumpfes sich in je einen Mu. lateralis fortsetzen.

Bis zur Metamorphose sind alle drei Muskeln absolut unthätig, sind sie doch auch durch die an ihrer Innenseite verlaufenden Ring- und anderen speziell larvalen Epithelmuskeln fixiert; dann aber ist ihre Kontraktion eine so enorme, dass die obere und untere Insertion ganz nahe aneinander gerückt werden und aus den langen zarten Muskelfäden die kurzen, dicken Fortsätze werden, welche die ventralen und dorsalen Längsmuskeln des Wurms in den Kopf hinein senden. — Diese 3 Muskeln kommen auch der mediterranen Larve zu, für welche die Mu. lat. bereits beschrieben sind.

(II a) Larvale Muskeln der Rumpfanlage.

Uns interessieren hier von den Muskeln der Wurmanlage nur diejenigen, welche während des Bestandes der Trochophora funktionieren, um mit deren Zerstörung zwecklos zu werden und zu schwinden. Es sind das die schon erwähnten Fasern, welche die Retraktoren und Levatoren innerhalb der Rumpfanlage bis zum Afterwulst fortsetzen. Diese „Mu. suspensores“ dienen zunächst, solange die Anlage dorsal und ventral eine einfache Falte dar-

stellt, nur als Fortsetzung und Ansatz der genannten Blastocölmuskeln, sobald aber die ventralen und dorsalen Sekundärfalten der Wurmanlage sich aneinander reihen, ist ihre Aufgabe, diese zusammenzuhalten und zu verhindern, dass die kräftigen Längsmuskeln des Wurmes sich und damit den Rumpf vorzeitig strecken und dadurch die Trochophora zerstören. (Taf. VII, Fig. 5.)

Zu diesem Zweck ist jeder dieser Muskeln an der Aussenseite eines der vier gefalteten Longitudinalmuskeln glatt verlaufend befestigt; die genauere Präzisierung der recht komplizierten topographischen Verhältnisse findet sich später bei Schilderung der Rumpffaltung. (S. Textfig. 3.)

Ohne diese merkwürdige Vorrichtung wäre es auch nicht begreiflich, wie die dünne Trochophorahaut die in ihr sich schon lebhaft bewegenden Falten des — histologisch — beinahe fertigen Wurmes so lange halten könnte. Die Bewegungen betreffen natürlich die einzelnen Falten, in denen, also jeweils zwischen zwei Ansatzpunkten der Suspensorfasern die kräftigen Längsmuskeln Teilkontraktionen ausführen. Bei der Metamorphose (siehe unten) reissen diese Aufhängemuskeln und werden dann im fertigen Wurm allmählich resorbiert.

Der Mittelmeerlarve fehlen diese Muskeln natürlich völlig, da keine Falten festzuhalten sind.

Die (II b) definitive Wurmmuskulatur wird uns später beschäftigen, von ihr sind hier nur einige Muskeln zu erwähnen, die während des Larvenlebens eine abweichende Rolle spielen als später. Es sind das die seitlichen Dorsoventralmuskeln, die Muskeln der Dissepimente und des seitlichen Visceralblattes. Alle sind während des Larvenlebens ausserordentlich viel länger als im Annelid, in ähnlichem Masse wie die Mu. laterales und dorsalis. (Genaueres vergl. pag. 51.)

E. Das Nervensystem der Trochophora.

Auch hier haben wir scharf zwischen speziell larvalen, mit der Trochophorahülle abgeworfenen, und dem Wurm bleibenden Elementen zu unterscheiden, welch' letztere wiederum in Analogie mit dem Muskelsystem zum Teil im Larvengewebe, zum Teil in der Wurmanlage entstehen.

Das bleibende Nervensystem (1.) besteht aus der Scheitelplatte oder besser dem darin entstehenden Oberschlundganglion, aus den Seitennerven (der späteren Schlundkommissur) und dem in der Ventralfalte der Wurmanlage entstehenden Bauchstrang nebst den von diesem aus das Wurmgewebe innervierenden Elementen, welche aber erst nach der Metamorphose deutlich werden.

Das vergängliche Nervensystem der Larve (2.) umfasst

a. sechs weitere von der Scheitelplatte radiär ausstrahlende Nerven der Episphäre,

b. das System der epithelialen Ganglienzellen mit ihren dendritischen Geflechten,

c. das Trochnervensystem, das aus zwei Ringen von Ganglienzellen und aus Fasern besteht, welche diese Zellen sowohl innerhalb jedes Ringes als zwischen beiden verbinden.

1. Die in den Wurm übergehenden Teile des Nervensystems.

Da zu dem bleibenden Nervensystem die zentralen Teile gehören, mag die Betrachtung desselben vorangehen.

Die Scheitelplatte der jungen Nordseelarve bildet einen querovalen Zellhaufen, dessen vorderer Rand etwas konkav ist, während der hintere etwas konvex ausgebogen ist; dabei ist der Rand ringsum scharf abgesetzt bis auf die Stelle, wo der Mu. dorsalis in das Epithel übertritt. Die Scheitelplatte enthält an ihrer Basis die Nervenfasermasse, welche sich seitlich in die Seitennerven fortsetzt und in der Mitte eine starke Anschwellung zeigt. Unter dieser liegen nur wenige kleine Flachzellen, über ihr ein dichter Haufen grosser Ganglienzellenkerne, über denen wiederum kleine dunkle Kerne folgen. (Taf. I, Fig. 13, Taf. X.)

In letzterem Kernpolster — Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden, da die Kerne sich dicht aneinander drängen — sieht man schon frühzeitig zwei seitlich-dorsale, runde Haufen differenziert, an welchen unten die Retraktoren inserieren. Es sind die Anlagen der eingestülpt entstehenden Tentakeln des Wurmkopfes.

An den Seiten der Scheitelplatte finden sich nahe der Oberfläche die Augen, nach aussen offene Becher, von roten ölartigen Tröpfchen gebildet, deren Farbbeständigkeit gegen Reagentien auffällig ist. (Taf. I, Fig. 13.) Das Innere des Bechers ist von einer hellen lichtbrechenden Substanz erfüllt, welche in zahlreichen, radiär von aussen nach innen divergierenden, ausserordentlich schwach markierten Prismen angeordnet ist. Von besonderen, zugehörigen Kernen ist im und auf dem Augenbecher nichts zu sehen. Stellenweisse läst sich der „Nervus opticus" dieses primitiven Auges erkennen, zarte Fasern, die von der Basalfasermasse zum Pigmentbecher ziehen und sehr häufig in ihrer ganzen Länge ebenfalls von Pigmentkörnchen umkleidet sind. Vielleicht darf man die blassen Prismen des „lichtbrechenden Körpers" als Endigung dieser Fasern auffassen. Die so differenzierten Nervenendigungen wären dann von den umliegenden Ektodermzellen aus mit Pigment umgeben. Dem spricht allerdings entgegen, dass wir in den assymmetrischen Augenkeimen von Adrialarven zuerst an der Aussenseite einiger Zellen eine einfache flache Schicht von Pigmentkörnchen sehen und erst später die Becherform und den lichtbrechenden Körper konstatieren können.

Ausser diesen Augen, die übrigens zwar vom Wurm übernommen werden, aber nur, um dann mit dem Herabsinken des jungen Wurmes zum Meeresgrund alsbald förmlich aufgelöst zu werden, finden sich an den Seiten der Scheitelplatte unterhalb der Pigmentbecher jederseits bei jungen Larven 1, bei älteren 3—4 runde gelbe Körper, deren Masse fein granuliert erscheint und im Zentrum ein spaltförmiges Lumen zeigen kann. Ein ebensolches Gebilde findet sich oberhalb der Fasermasse, gerade in der Mitte der Scheitelplatte. Wahrscheinlich sind es „Drüsen", wie solche im Scheitelganglion verschiedener Wurmlarven beschrieben wurden. Da ihr Bau jedoch von dem der beschriebenen Exkretionszellen unserer Larven ganz abweicht, so lässt sich über ihre Bedeutung nichts aussagen.

Die Wimpergruben entstehen erst viel später und gehören, ebenso wie die weitere Ausbildung der Scheitelplatte, zum Wurmkopf in die Organogenese des Annelids (cf. Cap. II pag. 59).

Von dieser Scheitelplatte gehen nun acht radiäre Nerven aus. (Taf. III, Fig. 1.) Davon sind von vornherein die bei weitem stärksten die Seitennerven. Vor diesen finden sich zwei, hinter ihnen vier sämtlich viel zartere Radiärnerven.

Die Seitennerven entspringen der basalen Fasermasse an den ein wenig nach vorn gerichteten Seitenrändern der nierenförmigen Scheitelplatte, ziehen dann, falls, wie fast stets, die Platte etwas oder ganz eingesenkt ist, an ihrer Aussenseite nach oben und verlaufen von hier dicht unter den Epithelzellen hin nach dem Prototroch. Sie folgen dabei aber nicht den seitlichen Meridianen, sondern weichen ziemlich beträchtlich nach vorn von diesen ab. Die Troche werden an der Aussenseite der Ringmuskeln passiert, (Taf. IV, Fig. 6), von ihnen aus ziehen die Nerven zu den „Ansatz"-Zipfeln der Rumpfanlage, indem sie auch die Hyposphäre in einen kleineren ventralen und einen grösseren dorsalen Abschnitt zerlegen.

Sie müssen natürlich auch das (aus Ganglienzellen und verbindenden Fasern bestehende) Nervensystem der Troche passieren, wobei auffällig ist, dass sie mit diesem nicht zu kommunizieren scheinen; nur manchmal sieht man einige „Zwischentrochfasern" (cf. unten) sich an die Seitennerven anlegen.

Von der Ansatzstelle der Rumpfanlage ziehen die beiden Nerven in dem Aussenblatt der Ventralfalte konvergierend ein Stück aufwärts, um sich dann zur Bildung des Unterschlundganglions, oder besser seiner Querkommissur, zu vereinigen.

Von hier aus lässt sich verfolgen, wie die Bildung des Bauchstrangs analwärts fortschreitet.

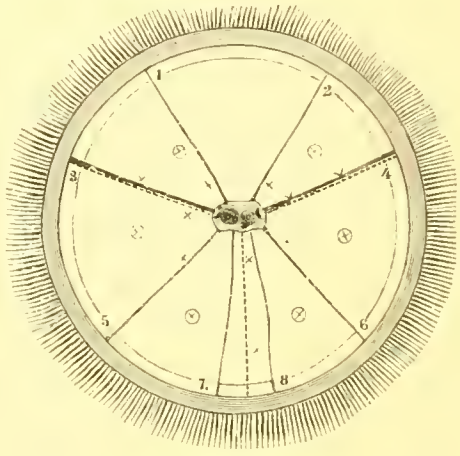


Fig. 4.
Die Radiärnerven und Hauptganglienzellen (×) der Episphäre.
1, 2 Ventralstränge, 3, 4 N. laterales, 5, 6 Dorsolateralstränge, 7, 8 Dorsomediannstränge. Die punktierten Linien bezeichnen die Mu. lat. und den Mu. dors.

2. Das vergängliche Nervensystem der Trochophora.

a. Die Radiärnerven.

Durch die Seitennerven wird die Episphäre in eine kleine vordere (ventrale) und grössere hintere (dorsale) Fläche geteilt. Die kleinere über dem Mund gelegene Fläche wird durch die von der Scheitelplatte zum Prototroch verlaufenden zwei Ventralstränge in drei Teile zerlegt. Der grössere mittlere Teil wird also durch diese zwei Stränge eingeschlossen, die zwei kleineren seitlichen liegen zwischen Seitennerven und Ventralsträngen. (Taf. III, Fig 1.)

Dorsal entsprechen diesen Nerven zunächst die zwei Dorsalateralstränge, aber hier umgreifen sie kein einheitliches Mittelfeld, sondern dieses wird noch durch die beiden Dorsomediannstränge in drei weitere Felder geteilt, deren schmales mittleres den Rückenmuskel enthält. So begrenzen die acht radiären Nervenstränge (inclus. Seitennerven) im ganzen acht i. w. dreieckige Flächen der Episphäre. Von diesen Strängen treten nur die Seitennerven auf die Hyposphäre über, während die sechs zarten Radiärnerven unter dem Prototroch endigen. Jeder Nerv enthält nur wenige blasse Fasern, welche den charakteristischen leicht gewellten Verlauf der Nervenfasern zeigen und häufig von feinen Körnchen,

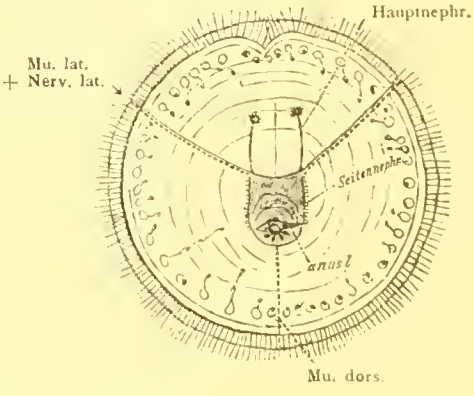


Fig. 5. Nordseelarve von unten gesehen (Hyposphäre).
Wurmafter mit Pigmentkranz und anus larvae. Nephridien. Kranz von Metatrochdrüsen.

wie sie auch den Seitennerven und den Hauptverästelungen der Ganglienzellen zu folgen pflegen, begleitet sind.

Die zartesten Stränge sind die Dorsomedianen, welche jederseits nahe dem Rückenmuskel zum Prototroch herabziehen; sie unterscheiden sich auch dadurch von dem ventralen und dorsolateralen Paar, dass sie meist nicht so gerade und symmetrisch wie diese verlaufen.

b. Der Ganglienzellen-Plexus.

Die Nerven der Larve zeichnen sich dadurch aus, dass sie von der Scheitelplatte direkt zum Prototroch resp. zur Wurmanlage verlaufen, ohne dass man Fasern sich abzweigen sieht, welche Epithelzellen innervieren.*)

Gleichwohl findet sich ein äusserst fein verzweigtes und dichtes Geflecht unter dem Epithel, dessen Fasern aber nicht direkt den Nerven entstammen, sondern die Fortsätze grosser Ganglienzellen darstellen, welche teils unter oder an, teils zwischen den Nerven liegen und mit diesen durch ihre Fortsätze verbunden sind. (Taf. III, Fig. 1; IV, 1; V, 8.)

Diese Zellen fallen durch ihren von allen übrigen larvalen Zellen stark abweichenden Habitus auf, sie sind sehr gross, schwach abgeplattet, zeigen einen grossen ovalen Kern mit gleichmässig dicht verteiltem Chromatin und einem ziemlich grossen Kugelnukleolus. Ihr Zellleib bildet um den Kern meist nur eine relativ geringe Hülle von granuliertem Plasma und ist grösstenteils in 4—7 unregelmässige Fortsätze ausgezogen, welche sich dendritisch verzweigen und je ein grosses Gebiet des Epithels (an der Innenfläche) überspinnen. Diese Fortsätze anastomosieren untereinander sowohl als mit den Endfasern der umliegenden Ganglienzellen.

Die Verteilung dieser Zellen ist, während wir bei der Mittelmeerlarve einen regelmässigen Ring von vier Zellen finden werden, eine ziemlich unregelmässige, die meisten finden sich an und nahe den Seitennerven, besonders am Austritt aus der Scheitelplatte und beim Eintritt in die Ventralfalte, oft schliessen sie sich auch Radiärnerven eng an (Taf. III Fig. 1a). Ihre Fortsätze sind selten auf grössere Strecken unverästelt, meist sind sie ebenso ramificiert wie die der freiliegenden Ganglienzellen. Letztere zeigen die typische Form besonders schön; sie sind zwar auch nicht ganz regelmässig verteilt, aber ungefähr findet man sie stets an denselben Stellen (s. die umkreisten Kreuze der Textfig. 4).

So liegen (abgesehen von den Begleitzellen der Seitennerven) nahe dem oberen Pol jederseits zwei in dem Raume zwischen Seitennerv und ventralem Radiärnerv, während das grössere Mittelfeld zwischen beiden Ventralnerven keine Zellen enthält, aber von beiden Seiten her mit Fasern reich überzogen ist. Dann findet sich je eine Ganglienzelle nahe oder an den dorsolateralen Nerven und zwischen diesen und den Seitennerven. Regelmässig liegt eine grosse Ganglienzelle dicht hinter der Scheitelplatte auf dem Mu. dorsalis und eine weitere mehr dem Äquator zu (meist links vom Mu. dorsalis)**). Je eine grosse Zelle nimmt sodann

*) Besonders durch dieses Verhalten wird die Ähnlichkeit des Episphärennervensystems unserer Trochophora mit dem Ctenophorennervensystem so auffallend. Auch bei den Ct. sehen wir ja acht vom Scheitelorgan ausstrahlende nervöse (Zell- oder Faser-) Stränge, welche nicht das umliegende Epithel (sondern nur die conform verlaufenden Reihen von Wimperplättchen) innervieren. Das Epithel wird bei beiden Typen durch den primitiven diffusen Ganglienzellen-Plexus innerviert. (cf. pag. 26.)

**) Von diesen Zellen gehen relativ lange meridionale Fasern aus, welche man nur bei jungen Larven zwischen den Rückenmuskelfasern verlaufen sieht

ungefähr die Mitte des Dreiecks zwischen dorsolateralen und dorsomedianen Radiärsträngen ein und entspricht so den vier Zellen inmitten der vier Dreiecke, welche sich an die zwei Seitennerven anschliessen.

Merkwürdiger Weise verhalten sich diese Zellen auf der Hyposphäre anders als auf der oberen Halbkugel. Hier fehlen freiliegende Ganglienzellen ebenso wie die Fortsetzungen der Radiärnerven, die Ganglienzellen sind spärlich und weniger verästelt und liegen sämtlich im Bereich der Seitennerven. Das Fasernetz ist daher auch geringer ausgebildet, färbt sich auch schwerer als das der Episphäre. Daher konnte auch bisher nicht definitiv entschieden werden, ob es zum Teil von den Ganglienzellen des Metatrochs ausgeht, wie es scheint. Der Grund der so stark verschiedenen Innervierung von oberer und unterer Hemisphäre dürfte darin zu suchen sein, dass erstere, welche auch normaler Weise die grössere Fläche darbietet und welche das Nervenzentrum trägt, der Hauptsitz der Sinnesempfindung ist, während die Hyposphäre besonders die Aufgabe hat, die wachsende Rumpfanlage zu umschliessen.

Der Plexus der Episphäre lässt sich bis in seine feinsten Enden verfolgen, jede Zelle des Epithels erhält mehrere Fäserchen, die entweder mit benachbarten Endfasern verschmelzen, oder aber mit einer Anschwellung oder einer feinsten Spitze enden (Taf. III, Fig. 1 b).

c. Trochnervensystem.

Das kräftige Bewegungsorgan der Larve hat sein eigenes Nervensystem, wenigstens deutet alles darauf hin, dass wir die zu beschreibenden Zellen und Fasern als solches aufzufassen haben. Es besteht ebenfalls aus Ganglienzellen, die in zwei Ringen angeordnet sind, und aus Fasern, welche die Verbindung zwischen den Zellen eines Ringes und zwischen beiden Ringen herstellen. (Taf. III, Fig. 2, 3.) Die Ganglienzellen liegen einerseits an der Innenseite der unteren Prototrochzellen, andererseits innen und oberhalb der Metatrochzellen in ziemlich grosser Anzahl nebeneinander. Jedenfalls sind mehr Ganglienzellen als Wimperzellen (einer Reihe) vorhanden. Jede zeigt zwei, viele drei Fortsätze, von denen zwei die Verbindung innerhalb des Ringes herstellen, während einer zu dem anderen Ringe zieht. Am Metatroch kann man diese Verhältnisse auf exakt gefärbten Flachpräparaten studieren, während die für den dicken Prototroch nötigen Schnitte, Zupf- und Druckpräparate weniger leicht einen Einblick gestatten. Die ovalen ziemlich kleinen Zellen liegen zum Teil mit ihrer Längsachse dem Metatroch parallel, zum Teil stehen sie senkrecht auf ihm und zwar in Gruppen von je 3—5 zusammen.

Das Trochnervensystem der Polygordiuslarve zeigt gewisse Ähnlichkeit mit den von Salensky*) beschriebenen Nervenelementen des Pilidiumwimperkranzes, deren nervöse Natur allerdings neuerdings angezweifelt worden ist. Auch Salensky schildert zahlreiche spindelförmige Ganglienzellen mit ein, zwei oder drei Fortsätzen (l. c. Tafel XVIII, Fig. 11), welche den Wimperzellen folgen. Er glaubt, dass die Fortsätze direkt mit den Plasmastreifen innerhalb dieser Zellen verbunden sind(?). Solche direkte Beziehung ist bei der Polygordiuslarve durchaus nicht nachzuweisen, übrigens stellt auch Salensky diese Vermutung mit Reserve auf.

Mit dem berühmten Kleinenberg'schen Ringnerv der Borstenwürmer hat das vorliegende Trochnervensystem wenig Ähnlichkeit. Die Lopadorhynchuslarve besitzt, wie ich mich

*) W. Salensky, Bau und Entwickelung des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 43 Bd. 1888.

auch selbst überzeugte, einen dicken Ring zahlreicher langer Nervenfasern, dem wenige Ganglienzellen angehängt sind.

Dagegen werden wir durch den diffusen Ganglienplexus an Kl.'s 6 „Reflexzellen" der Lop.-Umbrella erinnert. Durch die neue grosse Lopadorhynchus-Arbeit Eduard Meyers, welche bald nach dererstenVeröffentlichung der vorliegenden Befunde (deutsch Mitt. Neap. 1900) erschien, sind wir bei dieser Larve mit einem ungemein reichen Netz von Ringnerven, Radiärnerven und eingeschalteten Ganglienzellen der Larvenhaut bekannt geworden. Da auch die Mittelmeerlarve von Polygordius in dieser schönen Arbeit berücksichtigt ist, werden wir uns später noch eingehender damit zu beschäftigen haben.

Es ist wohl kein Zweifel, dass als die ursprünglichere Form des Nervensystems der diffuse, vielfach anastomosierende Ganglienzellenplexus im Gegensatz zu der isolierten Nervenleitung mit ausgesprochenen Zentren zu betrachten ist. Das Vorkommen beider Systeme auf der phylogenetisch so wichtigen Trochophora ist besonders interessant, zumal deshalb, weil das ältere System nur dem Larvengewebe angehört und mit diesem abgeworfen wird, während von den isolierten Strängen das stärkst entwickelte und allein beide Hemisphären umspannende Paar mit dem Zentrum, dem späteren Oberschlundganglion, vom Wurm übernommen wird.

Die Ähnlichkeit des Ganglienzellenplexus mit dem der Cölenteraten und zumal der Ctenophoren ist eine überraschende, nur sind bei der Wurmlarve die Zellen spärlicher, grösser und viel reicher verästelt, als das von Cölenteraten bekannt ist. Leider konnte bei Ctenophoren der Zusammenhang des Plexus mit den Meridiannerven noch nicht nachgewiesen werden. Die Natur der letzteren als Nervenfasern ist ja auch noch nicht zweifelsohne: während z. B. Hertwig*) 1880 auf Tafel XXI Fig. 13 seiner Ctenophorenarbeit deutlich parallele Fasern mit einigen Anastomosen darstellt, spricht Chun**) 1891 nur „in physiologischer Hinsicht" von „Nerven, insofern sie durch Zellenkontakt einen die Bewegung der Cilien . . . auslösenden Reiz weiterleiten."

Bethe***) stellte 1895 den Ganglienzellenplexus von Cydippe mit Metylenblau dar, sagt aber nichts über die Natur der „Meridiannerven" resp. Flimmerrinnen.

Also ist die Frage nach dem Vorhandensein nervöser Fasern noch nicht erledigt; jedenfalls aber ist die Übereinstimmung der acht leitenden Radiärstränge nebst apicalem Zentrum und diffusem Ganglienplexus der Rippenquallen mit den acht Radiärnerven, Scheitelplatte und Ganglienplexus unserer Trochophora eine ins Auge fallende. Ausser bei Cölenteraten wurde ein solcher primitiver Plexus noch bei Sagitta von O. Hertwig (Jenaische Zeitschrift 1880) beschrieben und ferner von R. S. Bergh (Die Metamorphose von Aulostoma gulo. Arb. a. d. Zool. Institut Würzburg Bd. VII). Er schreibt (p. 238): „Zwischen den Muskelzellen findet sich überall an der Leibeswand zerstreut eine ziemliche Anzahl spindelförmiger oder mehrfach verzweigter Zellen, deren Ausläufer oft ungeheuer lang und fein ausgezogen sind. Diese Aus-

*) R. Hertwig. Über den Bau der Ctenophoren. Jenaische Zeitschrift Bd. 14. 1880.
**) C. Chun. Bronns Klassen und Ordnungen. Coelentata p. 142.
***) A. Bethe, der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. Biol. Centralbl. 15. Bd. p. 140.

läufer . . setzen oft die einzelnen Zellen mit einander in Verbindung, sodass ein deutlicher Plexus hergestellt wird . . . Es wird wohl eine nicht unberechtigte Hypothese sein, diese Zellen als Nervenzellen zu betrachten.“ Die Larve besitzt nämlich auf diesem Stadium zwar ausgebildete Muskulatur, aber ausser diesen Zellen kein Nervensystem, da „das definitive Nervensystem des Blutegels noch nicht in Ganglienzellen und Fasersubstanz ausgebildet“ ist. Diese Angaben sind für uns ganz besonders interessant, da auch hier das Larvenepithel abgeworfen und durch das definitive Ektoderm ersetzt wird. Ich werde auf die wichtigen Arbeiten Berghs bei der Fortsetzung dieser Publikation noch näher einzugehen haben, wie ich überhaupt die allgemeinen Gesichtspunkte später ausführlicher behandeln möchte.

F. Der Lokomotionsapparat der Larve.

Die wichtigste Modifikation der Larvenhaut finden wir in den beiden Wimperkränzen des Äquators, deren Zellen (Wimper- und Drüsenzellen) daher besonders besprochen werden sollen. Die zugehörigen kontraktilen und nervösen Elemente sind pag. 11 und pag. 17 schon betrachtet worden.

Der Prototroch*) besteht aus einer Doppelreihe grosser Wimperzellen, die nach oben (dem Scheitelpole zu) von einer dicken Larve von Drüsenzellen („Drüsenwulst“) begleitet werden, während unten (analwärts) einige kleinere mit kurzen Wimpern besetzte Zellen sich anschliessen.

Der Metatroch besteht aus einer Reihe viel kleinerer und vor allem flacherer Wimperzellen und ist analwärts von einer einzigen Reihe grosser Drüsenzellen begleitet.

Der Intertrochalraum besteht aus einer oberen, nicht wimpernden, von Cuticula bedeckten Hälfte und einer unteren, in den Metatroch übergehenden Hälfte, die von dicht mit feinsten Wimperhärchen besetzten Zellen gebildet wird.

Innerhalb des Drüsenwulstes finden sich, wie oben dargestellt, einzellige Ringmuskelbänder, innerhalb der Prototrochwimperzellen ein starker, innerhalb des Metatrochs ein schwächerer Ringmuskel. Dazu kommt das bereits beschriebene Trochnervensystem, bestehend aus zwei Ringen von Ganglienzellen mit ihren äquatorialen und meridionalen (intertrochalen) Fortsätzen.

Die Drüsenzellen

beider Troche zeigen den gleichen Bau wie die beschriebenen ambulanten Drüsen der Leibeswand, die von ihnen auch zum Teil (bes. Hyposphäre) abstammen. (Die grosse Mehrzahl der Hautdrüsen, zumal der Episphäre, scheint jedoch an Ort und Stelle (aus Epithelzellen?) zu entstehen).

Im Prototroch (Taf. IV, Fig. 5—10; V, 1—3) finden wir bei weitem die grösste Anhäufung dieser Elemente. Sie bilden hier in 1—3 Schichten horizontal und 3—7 Schichten vertikal — je nach Kontraktionszustand der zugehörigen Muskelfasern — einen flacheren oder dickeren Wulst. Auf Schnitten sieht man gut die drei Bestandteile dieser Zellen, den meist

*) Der Prototroch der Larve von P. appendiculatus unterscheidet sich von demjenigen des P. lacteus dadurch, dass er zwischen den Wimperzellen amorphes braungelbes Pigment aufweist, das dem des Afterwulstes beider Spezies gleicht.

kappenförmigen wandständigen Kern, die geringe Plasmamasse und die „speckig" aussehenden, in sich wieder fein gekörnelten Exkretkugeln, welche den äusseren Hauptteil der Zelle einnehmen und von dünnen Plasmawaben umgeben sind. Junge kleine Drüsenzellen, die meist an der inneren Fläche des Wulstes liegen, zeigen neben dem Kern und dunklem Plasma keine oder spärliche Kugeln, reife Drüsen dagegen, die oft den ganzen Wulst durchsetzen, sind bis auf den plattgedrückten Kern ganz mit grossen gelben Kugeln erfüllt. Ist das Sekret durch das über jeder Zelle liegende „Drüsenloch" entfernt, so erscheint sie leer, nur mit einem lockeren Wabenwerk erfüllt. Diese ausgeleerten Zellen scheinen von neu vordrängenden Zellen an die Basis des Wulstes gedrückt zu werden und sich hier zu rekonstruieren, um dann nochmals thätig sein zu können. Ausserdem scheint aber auch hier die Vermehrung durch Bildung von „Ballonzellen" wichtig zu sein, nur ist das auf Schnitten nicht so gut zu sehen, wie auf Flachpräparaten. Zwischen den Drüsenzellen finden sich zahlreiche Stützzellen mit kleinen dunklen Kernen. Andere Zellen scheinen verbrauchte Drüsenzellen zu sein, welche sich natürlich nicht unbeschränkt oft rekonstruieren können.

Den Vorgang der Exkretion gelang es mir auch am lebenden Tiere zu beobachten. Die Larve (in Fig. 2, Taf. I ist gerade diese Larve dargestellt) zog ihren Wimperkranz zusammen und dabei trat eine sehr deutliche lachsrote Farbwolke um sie herum auf, welche leider nicht daraufhin untersucht wurde, ob der Farbstoff im Wasser gelöst ist oder eine Emulsion darstellt, wie sich nach dem fettartigen Aussehen des Drüseninhalts vermuten lässt.

Auch auf Präparaten konnte der Vorgang dann, in seine einzelnen Stadien zerlegt, verfolgt werden, vom Auftreten der Drüsenlöcher zum Entleeren einzelner Sekretkugeln, die sodann ausserhalb des Loches mit einander zu einem homogenen, in mannigfacher Weise gebogenen Würstchen verschmelzen. Diese Würstchen werden ziemlich lang, sie gleichen durchaus den analogen Gebilden, welche beim Ausdrücken eines Farbtubus entstehen. (Taf. IV, Fig. 6; V, 5).

Der erforderliche Druck entsteht für die Drüsenzellen dadurch, dass die — an der Innenseite des Drüsenwulstes fixierten — Ringmuskelfasern bei ihrer Kontraktion den Umfang dieses Wulstes ebenfalls verkleinern.

Metatroch. Naturgemäss ist die eine Reihe von Zellen, welche sich hier regelmässig findet (auch sie nur bei den Nordseelarven) von verschwindendem exkretorischem Wert gegenüber dem Prototrochwulst.

Vielleicht hängt das damit zusammen, dass die von den Metatrochwimpern geleistete Arbeit so viel geringer ist, als die von den präoralen Wimperkränzen gelieferte. Infolgedessen wird die chemische Umsetzung nahe den letzteren die bei weitem grössere sein.

Die Metatrochdrüsen (s. Textfig. 5, und Taf. I, Fig. 5, 4) befinden sich fast stets in Proliferation, sie sind mit einer oder mehreren „Gondelzellen" versehen, die in die Hyposphäre hinein-, d. h. unter ihrer Fläche hinwachsen; manchmal erstrecken sich solche Reihen bis in die Nähe des Anus larvae. Eine merkwürdige Erscheinung beobachtet man manchmal, dass nämlich die Metatroch-Drüsenzellen einer Larvenseite mit ihren kernhaltigen Spitzen resp. ihren Gondelzellen nach den Seitennerven zu konvergieren, so zwar, dass die entfernteren Zellen immer längere Fortsätze bilden und sich über die näheren hinweglegen, um dem scheinbaren Anziehungspunkt möglichst nahe zu kommen. (Taf. I, 4.) Der im Präparat sehr auffällige Vorgang ist einstweilen physiologisch nicht zu deuten.

Die Trochdrüsen der Polygordius-Larve sind — wenn auch nicht als solche — längst bekannt, übrigens auch an der Helgoländer Larve von Rajewski gesehen, der sie aber für Flimmerepithelzellen hielt.

Sonst sind diese Zellen von Hatschek für Produzenten von Nährmaterial (zu Gunsten der Wimperzellen) gehalten und von Fraipont als statische Sinnesorgane angesprochen worden.

Noch offen ist die Frage, ob die von diesen Zellen in der That produzierte und ausgestossene Masse lediglich Exkret ist, oder ob ihr eine positive physiologische Bedeutung als Schutzmittel zukommt. Die gelieferte blassrote Farbwolke ist zwar nicht imstande, die grosse Larve unsichtbar zu machen, aber eine solche Färbung des Wassers könnte abschreckend wirken und ausserdem kann die ausgestossene Substanz widrig schmeckend oder giftig sein. Die zarte und nur relativ langsam bewegliche Larve würde dann wenigstens ein Schutzmittel gegen Feinde besitzen.

Wimperzellen.

Die starken Cilienbüschel, vor allem des Prototrochs, sind die einzigen Bewegungsorgane der Larve und bedingen schon dadurch einen kräftigen Bau und eine in der That hoch komplizierte Struktur ihrer Zellen.

Prototroch. (Taf. IV, 5—10; V, 1—3.) Die in zwei Ringen übereinanderliegenden Zellen sind ungefähr würfelförmig — in starkem Gegensatz zu allen anderen eigentlichen Hautzellen der Larve. Wir unterscheiden an jedem Würfel eine obere und eine untere (nach der normalen Stellung der Larve im Raum) und eine innere und äussere Fläche, die alle vier ganz verschieden gestaltet sind.

Die Aussenfläche der Zellen beider Wimperreihen trägt die langen starken Cilien, die in 8—10 Büscheln auf jeder Zelle angeordnet sind, auf den oberen Zellen nahe dem unteren, auf den unteren Zellen nahe dem oberen Rand. (Taf. V, 1.) Jedes Büschel entspringt einer vertikal oblongen Platte — die Platten sind streng parallel angeordnet —, welche sehr chromophil ist und sich aus nahe an einander gedrängten Basal-Verdickungen aller zugehörigen Cilien zusammensetzt.

An der Innenseite dieser Platten liegt der „Basalfortsatz", welcher seiner Lage nach genau dem Cilienbüschel aussen entspricht und je nach Behandlung im Präparat ein verschiedenes Aussehen zeigt, nach Fixierung mit Sublimat-Gemischen und Färbung mit Hämatein erscheint er einfach als Auswuchs der Zellmasse. (Taf. IV, 7.) Nach Behandlung mit Chromosmium-Essigsäure und Eisenhämatoxylin sieht man mehr. Die Basalfortsätze erscheinen als fein gestreifte Differenzierungen von dem hellen Plasma der Wimperzellen umgeben. Die feinen „Basalfasern", welche den Basalfortsatz zusammensetzen, erscheinen als Verlängerungen je einer der grossen Aussencilien. Sie dringen nicht tief in das Zellplasma ein und werden an ihrer Innenseite von einer schmalen hellkörnigen Plasmazone, der „Zwischenzone" begrenzt. (Taf. IV, 10.)

Nach innen folgen auf diese Zwischenzone scharf differenzierte Fasern (Eisenmethode), welche bis zur Zellenbasis verlaufen. Diese dunklen „Fasern" sind nicht einfach die Fortsätze der „Basalfasern", obwohl sie am Rande der „Zwischenzone" stellenweise mit diesen zu verschmelzen scheinen, sondern — abgesehen von der „Zwischenzone" — verhalten sie

sich auch färberisch anders und erscheinen oft tief schwarz, während die Basalfasern hellgelb aussehen (Eisenhämatoxylin-Orange); dabei zeigen die Aussencilien dann wieder schwarzblaue Färbung, sodass die Basalfasern den Eindruck besonders strukturierter Schaltstücke erwecken.

Auf solchen Schnitten, welche in der Ebene des Wimperreifens geführt sind, erscheinen diese Gebilde als — also horizontal verlaufende — Fasern. (Taf. IV, 9, 10.) Auf Tangentialschnitten zum Wimperreifen findet man aber statt der zu erwartenden punktförmigen Faserquerschnitte ebenfalls eine scharf differenzierte Struktur, welche vertikalen Fasern zu entsprechen scheint. (Taf. V, Fig. 2.) Daraus geht hervor, dass man es mit schmalen vertikalen Lamellen zu thun hat, welche die Wimperzelle von der „Zwischenzone" bis zur Basis durchziehen.

Wenn man solche tangentialen Querschnitte der Zellen von aussen nach innen verfolgt (Taf. V, 1—3), trifft man zunächst die Basalplatten (mit ihren äusseren Cilien- und inneren Basalfaseransätzen) parallel nebeneinander aufgereiht, sodann sieht man den unteren Rand der oberen und den oberen Rand der unteren Zellen in kurze spitze Vorsprünge ausgezogen (gezähnelt). Noch weiter nach innen werden diese Fortsätze dünner und länger, um an der Zellbasis endlich etwa die Hälfte dieser auszumachen. (T. V, 2.) Diese Lamellen sind also nicht einfach nebeneinander gereiht, wie die Blätter eines Buches, sondern sie sind innen am höchsten und verlaufen immer niedriger werdend nach der Zellperipherie, wodurch hier auf Vertikalschnitten das Bild einer Zähnelung des Plasmas entsteht.

Jedem dieser Zähnchen entsprechen ausserdem auf mehr nach innen geführten Schnitten nicht eine, sondern mehrere Kulissen, da jede aussen einfache Plasmaleiste nach der inneren Zellfläche zu sich in mehr und mehr Vertikallamellen zerschlitzt.

Wie erwähnt, betrifft diese Aufteilung in Leisten resp. Lamellen nur den oberen Teil der unteren und den unteren der oberen Zellen des Prototrochs, an dessen Innenfläche die Kulissen beider Reifen auf die Fasern und Ganglien des Ringnervensystems und den weiter innen verlaufenden Ringmuskel rechtwinklig auftreffen.

Die Lamellen sind viel mehr chromophil (für Eisen-Hämatoxylin), als das übrige Zellplasma. Ob die Räume zwischen ihnen wirklich, wie es scheint, plasmafrei sind und die Lamellen in ihrer Gesamtheit also die betreffende Zellkontur repräsentieren, oder ob dazwischen homogenes Plasma vorhanden ist, das im Präparat sich nicht deutlich darstellt, konnte nicht ganz sicher genug entschieden werden.

Während die beschriebenen Zellflächen bei den Zellwürfeln beider Reihen ziemlich gleich gebildet sind — nur erscheinen die Culissen des unteren etwas schmäleren Zellreifens ein wenig kürzer, — sind die entgegengesetzten Flächen verschieden gestaltet: die untere Fläche des unteren Reifens ist ziemlich glatt, während die obere der oberen Reihe ausserordentlich zerklüftet und in zahllose unregelmässig amöboide Fortsätze, Tropfen und Zäpfchen ausgezogen erscheint.

Im gleichen Sinne wie an der gegenüberliegenden Zellfläche schreitet die Zerklüftung von aussen nach innen (des Zellreifens) und von unten nach oben fort, sodass die längsten und zerrissensten Fetzen von der oberen inneren Zellkante ausgehen, also sich in die untere Basalfläche des Drüsenwulstes hineinstrecken. Auch diese — ganz unregelmässigen — Fortsätze sind weit mehr chromophil als der stark reduzierte eigentliche Zellleib einer ausgewachsenen Wimperzelle.

Die Wimperzellen junger Larven, die noch nicht so lange funktioniert haben, sind viel weniger weitgehend differenziert. Zwischen den beschriebenen Fortsätzen eingelagert findet man die untersten Stützzellenkerne des Drüsenwulstes.

Es erübrigt noch der Bau der Innenfläche der Prototrochzellen. Dieselbe wird, soweit sie nicht von den Basen der Lamellen gebildet wird, an dem unteren Zellgürtel vom Zellleib, am oberen aber — bei reifen Zellen — von den beschriebenen pseudopodienartigen Fetzen gebildet.

Auf die beiden Reifen grosser Wimperzellen folgen analwärts 2—3 Reihen von weniger regelmässigen, verschiedenartig in einander geschobenen Zellen, deren Aussenfläche ebenfalls bewimpert ist. Diese Zellen formieren die „Lippe", welche den Prototroch mit der Intertrochalzone — bei Ruhezustand der Ringmuskeln — verbindet. (Taf. IV, 5.) Die Wimpern sind viel kürzer als die Hauptcilien und einzeln eingepflanzt, jede mit dem typischen Basalknöpfchen und einer blassen Basalfaser. Die Kerne dieser Zellen sind häufig der Zellform entsprechend länglich, während die grossen Wimperzellen jede (meist in ihrem nach aussen gewandtem Abschnitt) einen runden hellen Kern mit stets einem dunklen Kugelnucleolus enthalten.

Intertrochalraum. Wie bereits erwähnt, ist die untere Hälfte der Intertrochalzone mit zarten Wimpern dicht besetzt; (Taf. III, Fig. 2, 3) im übrigen gleichen die Zellen den gewöhnlichen Epithelzellen, die obere Hälfte des intertrochalen Reifens ist auch von der typischen höckrigen Cuticula bedeckt. Die Wimpern sind noch wesentlich kleiner als die letztbeschriebenen, doch sind auch hier die Basalknöpfchen deutlich.

Metatroch. Die einreihigen flachen Wimperzellen sind insofern interessant, als sie ein vereinfachtes Bild der oberen analogen Elemente (des Prototrochs) bieten. Zwar ist die Lamellenbildung durch die starke Abflachung verdeckt, um so besser aber lässt sich die den Drüsenzellen zugewandte Pseudopodienbildung studieren, weil wir hier die ganze Zelle auf Flachpräparaten untersuchen können.

Auf jungen Stadien erscheint der untere Rand der Zellen einfach konvex, stellenweise flach eingekerbt. (Taf. III, 2.) Bei etwas älteren Larven sieht man gleichartige zungenförmige Pseudopodien sich nach den Drüsenzellen hinstrecken, (Taf. III, 3) die auf noch älteren und reifen Stadien sich zwischen die nun auch vielfach deformierten Drüsen einzwängen, wobei sie ebenso zerrissen und varikös erscheinen, wie bei den oberen Wimperzellen des Protrochs. Besonders ihre — stellenweise abgetrennten — Spitzen sind sehr chromophil; in den Pseudopodien sieht man vakuolenartige helle Flecke. (Taf. III, 4, 5.)

Es ist nur schade, dass die physiologische Bedeutung dieser so hochgradig differenzierten Strukturen schwer aufzuhellen ist. Eines scheint fest zu stehen, dass die pseudopodienartige, vielfache Zerschlitzung sich auf die Drüsenzellen bezieht. Hätte ich nicht selbst die Exkretionsthätigkeit der letzteren gesehen, so würde ich glauben, einen plausiblen Beleg für die Hatschek'sche Vermutung vor mir zu haben, dass nämlich diese Zellen dem Wimperapparat Nahrung zuführen. Eine solche Thätigkeit aber neben der Exkretionsthätigkeit anzunehmen, erscheint widersinnig, eher könnte man annehmen, dass die kolossale Oberflächenvergrösserung der den Drüsen zugewandten Zellkante die Abgabe von Ermüdungsstoffen seitens der unaufhörlich und stark funktionierenden Wimperzellen erleichterte. Die Annahme eines einfachen Zerfallprozesses ist sicherlich von der Hand zu weisen, schon weil die Wimperzellen, nachdem die Zersplitterung begonnen hat, immer schwerere Arbeit verrichten müssen, da die Rumpfanlage immer gewichtiger wird.

Ebenso interessant ist die Frage nach der Bedeutung des Apparates von Basalplatte, Basalfasern, Zwischenzone und Lamellen, in welchen derjenige Teil des Zellleibes differenziert ist, der innerhalb (proximal) der Wimperbüschel liegt. Was bezwecken insbesondere die Lamellen? Ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen ihnen und den Prototrochmuskel- oder Nervenfasern besteht sicherlich nicht. Es liegt eher ein Vergleich mit den intracellularen Differenzierungen in Muskelfasern, elektrischen Organen und dergleichen nahe, welche ebenso selbständig, d. h. unabhängig von extracellularen Geweben sind. Auch Kleinenberg (l. c.) drängte sich bei der Lopadorhynchuslarve dieser Vergleich auf, wenngleich er sagt, dass das Plasma der Wimperzellen nicht, wie es ihm manchmal scheint, durch „dünne Platten" „in schmale Fächer zerlegt" sei (pag. 38), sondern aus „wirklich fadenförmigen Säulen dichten Protoplasmas, die in weniger stark lichtstrahlendem Pr. eingebettet liegen", bestehe. Ich vermute, dass in diesem Falle der Schein recht hatte, meine Präparate von Lopadorhynchuslarven zeigen mir zwar, da die Larven nicht für diesen Zweck konserviert waren, die Lamellen noch nicht genügend deutlich. Ich sah aber deutliche Basalfasern mit Zwischenzone, wo Kleinenberg „auch mit den vollkommensten Immersionssystemen keine Spur von Differenzierung" sah, es ist daher zu hoffen, dass die heutige Technik auch über die wahre Struktur der „Plasmasäulen" wird Aufschluss geben können.

Noch erwähnen möchte ich den Befund Eisigs (l. c. pag. 66) bei Capitellalarven: „Die die Cilien tragenden distalen Partien dieser Trochwimperzellen stellen jetzt überaus regelmässig geformte, homogene Prismen von rhombischem Querschnitt dar, welche den anscheinend nackten Kernen aufsitzen; letztere gehen in verzweigte Ausläufer über, die ihrerseits sich in einem dem Troche conform verlaufenden Larvenmuskel verlieren." Ob diese Ausläufer mit den beschriebenen Lamellen etwas zu thun haben und etwa nur scheinbar mit dem Ringmuskel verschmelzen, ist noch nicht zu sagen.

Es ist überhaupt sehr schwer, die beschriebenen Strukturen auf die von so vielen Autoren geschilderte Histologie anderer Wimperorgane zurückzuführen. Ohne auf die sehr umfängliche Litteratur der Wimperzellen hier weiter eingehen zu wollen, sei doch einiges hervorgehoben: erstens der ausserordentlich scharfe histologische und strukturelle Unterschied der Basalfasern und der als Lamellen beschriebenen Differenzierung der proximalen Hälfte des Zellleibes. Beide Strukturen sind durch undifferenziertes Plasma getrennt. Ferner sind wir seit Engelmann gewohnt, innerhalb der Flimmerzellen einen Faserapparat zu finden, der typischer Weise aus von den Basalkörperchen der Cilien nach der Zellbasis konvergierenden Binnenfasern besteht. (Ausserdem sind jedoch, z. B. im Darmepithel von Helix, auch parallel verlaufende Fasern u. a. von Heidenhain beschrieben worden.) Nun bietet auch ein in der Ebene der Cilien geführter Schnitt durch die Polygordius-Wimperzellen ein auffallend klares Bild von paralleler „Faserung". (Taf. IV, 10.) Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten besonders heben sich die schwarzen Linien ausserordentlich scharf heraus. Es erscheint daher wünschenswert zu prüfen, ob solche Bilder nicht auch sonst schon Fasern vorgetäuscht haben mögen, wo Lamellen des Zellleibes vorhanden waren. Dass daneben echte Fasern und Faserkegel (z. B. Heidenhain, Anatom. Anzeiger 1899, p. 98 ff.) vorkommen können, braucht wohl nicht besonders betont werden.

Noch nie hat man einen Zusammenhang zwischen diesen Binnenstrukturen und nervösen

Gebilden nachweisen können, auch Apáthy*), obwohl es ihm gelang, in Anodonta-Darmzellen die „Fibrillenpinsel" zu vergolden, sah keinen Zusammenhang zwischen diesen und den Neurofibrillen der Umgebung.

Einstweilen gehört der Apparat der Wimperzellen wie zu den kompliziertesten so auch sicherlich zu den dunkelsten Phänomenen der Zelle.**)

G. Das Nephridialsystem der Trochophora.

Neben den zahlreichen oben geschilderten Excretionszellen der Troche und der Larvenhaut findet sich die von Hatschek bei der Triester Larve entdeckte „Kopfniere" oder besser: Trochophora-Niere in hoher Ausbildung, jedoch in von den grundlegenden Befunden dieses Autors abweichender Organisation. Während die „Kopfniere" der Mittelmeerlarve aus einem zweischenkligen Kanal und zwei Endgruppen von je zwei bis drei einzelligen Köpfchen besteht, von denen die eine Gruppe dem Retraktor, die andere dem oberen Rande der Mesodermstreifen anliegt, besteht das Nephridialsystem der Helgoländer Trochophora aus zwei ganz ungleichen und voneinander, wie es scheint, unabhängigen Teilen. Die Hauptnephridien sind zwei dem ventralen Hyposphärenepithel angeschmiegte mehrzellige Köpfchen mit je einem einzelligen Ausführgang. Die „Seitennephridien" sind zwei vielzellige Kanäle, die jederseits der umgeschlagenen Seitenfalte der Rumpfanlage folgen, und ebenso wie jene zwei Köpfchen mit „Nephridialtuben" besetzt sind.

Hauptnephridien. (Taf. II, 1, 3—8.)

Jedes Köpfchen (Nephridialkörper) ist eiförmig gestaltet und mit dem spitzen Ende an der Larvenwand befestigt, während das stumpfere Ende ins Blastocöl hineinragt. Jedoch ist die Form ausserordentlich variabel, die Köpfchen können schlank spindelförmig oder breit an das Hyposphärenepithel gedrückt erscheinen — letzteres besonders bei reifen Larven —, auch kann ihr proximales tubentragendes Ende in zwei Teile zerlegt sein. Dieses ist meistens mehr oder weniger deutlich von dem distalen Abschnitt, welcher Exkretkörnchen, Vakuolen und blaues Pigment enthält, durch eine Ringfurche getrennt, sein Plasma erscheint hell, die Kerne springen als Buckeln zwischen den Tuben vor. Letztere sind das Interessanteste an dem Gebilde, das einzige auch, was diesen Nephridien und denen der Mittelmeerlarve gemeinsam ist. Nur gehören dort mehrere Tuben einer Zelle, dem Köpfchen, an, während hier eine jede mit ihrem Sockel eine Zelle repräsentiert, denn die Zahl der Kerne (7—9, später 13—15) entspricht derjenigen der Tuben, zwischen denen sie liegen. Der distale Abschnitt des Köpfchens stellt ebenfalls eine Zelle dar, sein rundlicher, heller Kern unterscheidet sich

Fig. 6. Lage der ventralen Nephridien zur Rumpfanlage.
(Diese sagittal geschnitten, wobei eins des H. N. längs getroffen.)

*) Mitteilungen Neapl. Station 1897.

**) Für die im Anschluss an meine Befunde geäusserte Vermutung, dass Lamellenbildung in Wimperzellen auch bei anderen Objekten vorkäme und stellenweise mit Faserbildung verwechselt sein könne, finde ich nach Abschluss dieses Kapitels eine Bestätigung bei Ellermann (Anat. Anzeiger XVI, pag. 590). Er konstatierte auf Querschnitten von Helix-Darmzellen, dass die auf Längsschnitten vorgetäuschten Fasern in Wirklichkeit Leisten sind, die „durch eine Faltung der Zelloberfläche nach der Längsachse" gebildet werden. Sie sind viel niederer, als die Vertikalkulissen der Pol.-Larve und gleichen der am distalen Ende ihrer Trochwimperzellen beschriebenen Zähnelung.

deutlich von den kleinen, tiefdunkel sich tingierenden, meist etwas abgeplatteten Kernen der Tuben. (Taf. II, Fig. 7.)

Diese selbst nun sind Röhrchen von recht verschiedener Länge und auch oft verschiedenem Aussehen. Die längsten, durch lebhafte Flimmerung im Innern ihre Intaktheit bekundend, übertreffen an Länge das ganze Köpfchen, (Taf. II, 4, 5, 6, etc.), sie erscheinen als sehr schlanke Plasmakegel, in deren Mitte ein Röhrchen mit starker, lichtbrechender Wand verläuft. Dieses lässt sich noch tief in das Köpfchen hinein verfolgen, in seinem Innern sieht man intermittierend eine Geissel sich bewegen. Am proximalen Ende des Röhrchens sieht man einen winzigen dunklen Fleck, welcher so sehr eine Öffnung in das Blastocöl vortäuscht, dass ich zuerst zu der Annahme offener Tuben gelangte, bis sich nach weiterer Vergleichung lebender Nephridien beider Larventypen herausstellte, dass die Tuben durch einen kleinen dunklen Plasmapfropf verschlossen sind, der jedoch viel zu klein ist, um jemals einen Kern zu enthalten. Von diesem Plasmapfropf (an dem die Tubengeissel basiert), gehen häufig kleine Fortsätze aus, die ihrerseits mit dem oben beschriebenen, zarten Bindegewebe verknüpft sind.

An jedem Köpfchen finden sich nun neben 2—5 flimmernden Tuben noch eine Anzahl anderer, deren Form dann mannigfaltig abgeändert ist. Oft erscheinen sie spiralartig gedreht oder stark verkürzt, geknickt u. s. f., besonders oft aber sieht man, dass das Plasma einer Tube sich von den (konsistenteren) Röhrchen losgelöst hat, und nun als isolierter Strang von dem Endpfropf zur Oberfläche des Köpfchens zieht, einen mehr oder weniger spitzen Winkel mit dem helleren Röhrchen bildend. Dadurch kommt (Taf. II, 4b) das Bild einer „Solenocyte" zustande, wie Goodrich solche in seinen ausgedehnten Untersuchungen über Anneliden-Nephridien (Qu. Journal microsc. science, 1898—1900) uns kennen gelehrt hat. Die Solenocyten tragen entweder am freien Ende des Röhrchens eine kernhaltige Zelle, oder sie verlaufen frei neben ihrer sockelförmigen Zelle, welche auch ihrerseits auf dem Nephridialkörper basiert. Auf seine Befunde über die Solenocyten einer Polygordiuslarve von Ceylon werde ich später zurückkommen.

Bei der Nordsee-Larve stellt die Loslösung der Röhrchen vom Plasma (Solenocyten) eine Degenerationserscheinung dar, das flimmernde Röhrchen ist stets von Plasma umgeben, bei der Mittelmeer-Larve sah ich die Röhrchen niemals vom Zellleib losgetrennt.

Die sämtlichen Röhrchen münden in den Zentralkanal des Köpfchens (Taf. II, 8, 6), welcher dasselbe am distalen Ende mit einem rechtwinkligen Knick verlässt. (Taf. II, 6.) Von hier aus zieht der Kanal, dem Epithel dicht angeschmiegt und auch weiterhin lebhaft flimmernd, zu der Ansatzstelle des Seitennerven. Hier lässt sich unter günstigen Verhältnissen jederseits der äusserst feine Nephridialporus beobachten. Der Ausführgang ist nicht rund, wie der Halsteil am Köpfchen, sondern ausserordentlich abgeplattet, so zwar, dass er auf Querschnitten nur als dünner Strich erscheint, während er am Lebenden und auf Flachpräparaten ein ziemlich breites Band darstellt. Das Plasma liegt an beiden Seiten des Kanals, während innen und aussen dessen extrem dünne Wandungen keinen Belag zeigen. Die seitlichen Plasmabänder enthalten stets zahlreiche Vakuolen und siderophile Körnchen verschiedener Grösse, ausserdem enthält eines der Bänder nahe dem Köpfchen einen dunkel tingierbaren Kern. (Taf. V, Fig. 7.) Die lebhafte, aber — wenigstens im Uhrschälchen — manchmal intermittierende Bewegung im Kanal ist deutlich dem Porus zu gerichtet.

Noch zu erwähnen ist ein am frischen Objekt besonders auffallender Befund an den Hauptnephridien. Die im übrigen völlig farblosen Ausführgänge sind nämlich mehr weniger dicht mit blauvioletten Stäbchen und Körnchen besetzt, die ihrer Aussenseite anzuhaften scheinen. Etwas spärlicher sind diese Gebilde am Nephridialköpfchen selbst und zwar an dessen äusserem Abschnitt verteilt. Die gleichen ausserordentlich kleinen, aber leicht auffallenden Gebilde finden sich in dem Stück Hyposphäre vor der ventralen Ansatzlinie, also zwischen beiden Nephridialkanälen. Auch hier sind es meistens ziemlich lange Stäbchen, manchmal mehr Körnchen dieses eigentümlichen Pigmentes, die in kleinen Gruppen angeordnet im Epithel zu liegen scheinen. (Taf. II, 1.) Dem Ausführgang sind solche Stäbchen stellenweise derart angeheftet, dass das Bild einer schmalen Feder entsteht, deren Schaft der Kanal, deren Fiedern die violetten Stäbchen sind. Ihre Bedeutung ist leider völlig dunkel. Auf Präparaten sehen sie aus wie stäbchenförmige Bakterien und finden sich auch sonst noch auf den Hemisphären, aber so spärlich, dass im Leben hier keine Färbung zum Vorschein kommt. Nur an der Scheitelplatte sieht man die Blaufärbung zart angedeutet (Taf. I, 13), während sie am Bauch der Larve sehr ausgesprochen und schon bei schwacher Vergrösserung auffällig ist.

Die Seitennephridien. (Taf. II, Fig. 2, 9—13.)

Eigenartig ist auch die Organisation der Seitennephridien unserer Trochophora. Schon bei Betrachtung der lebenden Larve von der Unterseite fällt am seitlichen Rande der Rumpfanlage ein Besatz von körnigen Zellen auf, die genau die gleichen Röhrchen tragen, welche soeben als Nephridialtuben der Hauptnephridien beschrieben wurden. Dieselben sind am ganzen Verlaufe des Seitenkanales unregelmässig verteilt, teils auf runden Plasmabuckeln dichter, teils zwischen diesen spärlicher angeordnet. Bei näherem Studium stellt sich heraus, dass bei mittelalten Larven jedes Seitennephridium horizontal vom Ansatz des dorsalen Levator bis zu dem des ventralen Retraktor verläuft, hier umbiegt und am seitlichen Rande des ersten Aussenblattes der Rumpfanlage herabzieht; der Kanal liess sich nicht ganz bis zur Larvenhaut verfolgen, sondern scheint in die Periprokthöhle, die ja ihrerseits durch den Anus larvae nach aussen führt, zu münden. Auch am Lebenden sah ich Flimmerung ausser im horizontalen Kanal nur im Bereich des ersten Drittels des primären ventralen Rumpf-Aussenblattes. Der Seitenkanal ist am dicksten an der Austrittsstelle des Retraktor aus der Rumpfanlage, hier entsendet er oft nach vorn und am Retraktor hinauf zwei ganz kurze unregelmässige Auswüchse, die ebenfalls Tuben tragen. Auch hier fand sich blaues Pigment, Vacuolen und Exkretkörner.

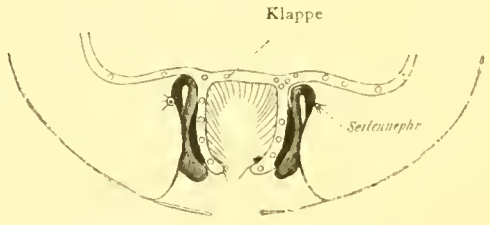


Fig. 7. Lage der Seitennephridien. (Frontalschnitt durch junge Rumpfanlage, die S. N. auf den seitlichen Aussenblättern derselben, erscheinen quer geschnitten.)

Die Kanalwand weist besonders in dem horizontalen Teil zahlreiche Kerne auf, im Gegensatz zu dem einzelligen Ausführgang des Hauptnephridiums, obwohl der einzellige und der vielzellige Kanal ziemlich die gleiche Länge haben. Auch hier lassen sich aussen zahlreiche kleinere dunkle Kerne, welche den Nephridialtuben zuzugehören scheinen, und nahe dem Kanallumen wenige grössere hellere Kerne unterscheiden, welche den Zellen des Kanals selbst angehören. (Taf. II, Fig. 11.) Das Seitennephridium verläuft auf der frühzeitig nach aussen umgeschlagenen (Ektoderm-) Seitenfalte der Rumpfanlage (s. Textfig. 7) und wächst mit dieser —

im Gegensatz zum kaum wachsenden Hauptnephridium — in die Länge. Es liegt also an der späteren Innenseite der entstehenden Wurmseiten, jedoch liess sich nicht konstatieren, dass diese Kanäle, wenn die Seitenfalten bei der Metamorphose nach oben umschlagen und ihr Rand mit dem Kopf (Scheitelplatte) verwächst, dem Wurm erhalten bleiben. Vielmehr werden sie ebenso wie die Hauptnephridien schon vorher deformiert, aber dann nicht wie dieses abgeworfen, sondern resorbiert. — Die definitiven Segmentalnephridien des Wurms nehmen erst beträchtliche Zeit nach der Metamorphose, wenn der Wurm auf den Boden gesunken ist und im Sande sein neues Leben begonnen hat, die Exkretionsthätigkeit auf.

H. Der Darmkanal der Trochophora.

Der Verdauungstraktus der Larve zerfällt in den langtrichterförmigen Oesophagus, den kugelförmigen Magendarm und den von diesem durch eine besondere Vorrichtung getrennten, ebenfalls trichterförmigen (entodermalen) Enddarm.

Stoma und Oesophagus.

Die Mundöffnung stellt einen breiten horizontalen Schlitz dar, dessen obere Lippe vom Prototroch, dessen Unterlippe vom Metatroch gebildet wird. (Taf. V, Fig. 4.) Beide Troche sind hier ziemlich stark verändert, sie erscheinen verdickt und ihre Wimpern sind verstärkt. Insbesondere finden wir hier statt der kleinen Cilien der unteren Prototroch- und unteren Intertrochalzellen sehr lange Wimperbüschel, welche in derselben Weise mit Basalplatte und Basalfortsätzen versehen sind, wie das oben für die grossen Zellen des präoralen Wimperreifens beschrieben wurde. Der Metatroch zeigt hier eine, auch von Hatschek bei der Triester Larve beschriebene Ausbuchtung nach unten, welche als dreieckige Spitze in der Medianlinie der Hyposphäre vorspringt.

Der Mund ist von zahlreichen Muskelfasern umgeben, die ringförmig verlaufen. Die stärksten Fasern treten vom Prototrochringmuskel aus beiderseits an die Mundspalte heran; die lebende Larve zeigt eine häufige Verengerung und Erweiterung derselben.

Der Oesophagus verläuft, sich allmählig verengernd, schräg nach oben und hinten, wo er mit einer Vorwulstung in den Magendarm mündet. Auch er ist, wie schon erwähnt, von zahlreichen Ringmuskeln umgeben. Sein Querschnitt erscheint ausgesprochen dreikantig, an den seitlichen Kanten findet man nahe dem Munde schon bei jungen Larven einige kleine Zellen mit dunklen Kernen, die sich bald zu zwei Seitentaschen ausbilden und als solche später das definitive Stoma des Wurmes liefern. (Vergl. unten pag. 62.) Im übrigen besteht der Oesophagus aus cylindrischen Wimperzellen, mit wenigen schmalen Drüsenzellen dazwischen. (Taf. X, Fig. 3a.) Die langen Wimpern sind mit Basalknöpfen versehen, sind sehr dicht angeordnet und recht stark und daher gut in situ zu konservieren. Ihre dem Lumen zugewendeten Enden erscheinen auf vielen Präparaten dicht an einander gelegt, sodass sie kräftige, der Oesophaguswandung parallele Konturen bilden.

Den Übergang zum Magendarm bildet ein Ringwulst langwimperiger Zellen, die in das Lumen des Magens oft weit hineinragen und kräftig bewegt werden, wodurch sie zugleich Nahrung einstrudeln und den im Darm befindlichen Stoffen reusenartig den Austritt verwehren.

nimmt als kugliger Hohlraum den grössten Teil der Larve ein, abgesehen von reifen Formen, wo er allerdings durch die Rumpfanlage sehr zusammengedrängt wird. (Taf VII, 4.) Er wird rechts und links von den Retraktoren flankiert und durch deren Kontraktion in zwei Kammern zerschnürt, wie oben schon angegeben wurde. (Taf. IX, Fig. 1.)

Nach dem Enddarm zu schliesst der Magen durch eine eigentümliche „Klappe" ab, die ventrodorsal schräg aufsteigt und oben (dorsal) nur einen ziemlich kleinen Spalt als Pylorusöffnung frei lässt. (Taf. I, Fig. 1, 2.)

Die Magenwand besteht — abgesehen von reifen Larven — aus einer Schicht flacher kurzbewimperter Zellen von sehr verschiedener Grösse. Zellgrenzen sind nicht überall deutlich, die Kerne erscheinen in einzelnen Nestern dicht gedrängt, zwischen diesen sehr spärlich verteilt. (Taf IV, Fig. 3.)

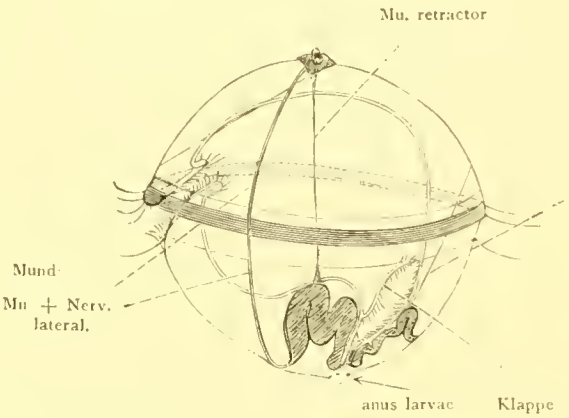


Fig. 8. Die drei Darmabschnitte der Trochophora.

Zu diesen typischen Entodermelementen gesellen sich nun eigentümliche, sehr chromophile Zellen mit ganz unregelmässigen, amöboiden Fortsätzen, die sich von aussen zwischen die Darmepithelzellen hineindrängen. (Taf. IV, 3, 4.) Bei den jüngsten Larven erscheinen die Zellen verhältnismässig einfach gelappt, ihr Plasma leicht varikös, der Kern ganz mit dunklen Chromatinbrocken und Nukleolen erfüllt, scharf unterscheidbar von dem hellen Darmepithelkern; dabei sieht man auf Querschnitten der Darmwandung an der Innenfläche solcher Zellen, welche bis zum Darmlumen durchgedrungen sind, oft lichtbrechende Körnchen angesammelt. (Taf. II, 12.)

Auf späteren Stadien sind diese Zellen noch mehr zerschlitzt und noch mehr chromophil, sodass sich der Kern kaum mehr herausdifferenzieren lässt: besonders durch Eisenhämatein werden diese Zellen sofort tief geschwärzt, fast noch intensiver als die Muskelfasern. Stellenweise sieht man in einem solchen dunklen Komplex mehrere Kerne. Die Verteilung der Zellen ist recht unregelmässig, am spärlichsten sind sie an der oberen Magenwand, am häufigsten ventral nahe den Retraktoren und nahe der Darmklappe. (Taf. IV, 3.)

Ähnliche Zellen scheinen im Darm von Wurmlarven nicht selten zu sein, so sah ich sie z. B. (abgesehen von der „Mittelmeerlarve") im Darm einer Mitraria von Neapel, auch der Magendarm von Cyphonautes, Tornaria*) und Pilidium zeigt ähnliche Bilder. Salensky (l. c.) fasste diese Zellen der Nemertinenlarve wohl ohne zureichenden Grund als nervöse Elemente auf. Nicht ganz leicht ist es, sich vorzustellen, ob und wie diese amöbenförmigen Zellen mit den u. a. von v. Wistinghausen für Nereis, Vejdovsky für Rhynchelmis, Eisig für Capitella nachgewiesenen amöboiden Entodermzellen zusammenhängen. Bei diesen

*) Spengel hat diese Zellen bei Tornaria (in seiner Neapler Monographie der Enteropneusten) zuerst beschrieben und in demselben Werke, wie ich nachträglich fand, auch für die Neapler Polygordius-Larve nachgewiesen. Fraipont (l. c.) sah ähnliche Bilder, erkannte aber nicht die Natur dieser sternförmigen Gebilde als besonderer Darmzellen.

Objekten treten solche nämlich im Dotter zerstreut auf und ihre Aufgabe ist eben, die Dotterschollen zu verdauen. Eisig wies nach, dass vorher ein richtiges Urdarmepithel besteht, das aber bald (bei Capitella schon nach 24 Stunden) aufgelöst wird. Die Kerne liegen dann einige Zeit „nackt" im Dotter verteilt, um sich erst nach einigen Tagen (Capitella) mit „verzweigten Protoplasma-Ansammlungen" zu umgeben. Die so entstandenen Zellen formieren sich zunächst zu einem Gerüst, das die Dottermasse durchspinnt und endlich zum Epithel des definitiven Mitteldarms wird. Von alledem findet man bei Polygordius, Mitraria, Tornaria, Pilidium nichts ausser der Form der betreffenden Zellen, die hier neben typischem Entodermepithel offenbar sekundär auftreten. Vor allem fehlt ganz der Dotter, der doch den Anlass für das scheinbar ähnliche Vorkommnis bei Capitella etc. bietet. So dürfte der Grund ihres Auftretens bei so verschiedenen Formen mit und ohne Dotter tiefer liegen. In unserem Falle haben diese Zellen, wie ihr vom Darmepithel ganz abweichendes chemisches Verhalten (gegen Farbstoffe) und die in ihnen auftretenden Körnchen andeutet, zunächst vielleicht die Funktion irgend welcher Drüsen, vor allem aber spielen sie bei der Vorbereitung der Entodermzellen für die plötzliche Darmverlängerung (Metamorphose) und bei der „Erneuerung" des Darmepithels eine wichtige Rolle. (cf. pag. 63.)

Die Darmklappe.

Die schon erwähnte Grenzlamelle zwischen Magendarm und Enddarm besteht aus einer Schicht verschieden, teils mehr vier- bis sechseckig, teils spindelförmig konturierter Zellen. Kerne sind am Rande des Organs sowie in der Medianlinie, wo die Zellen meistens etwas in das Magenlumen vorspringen, angehäuft, im übrigen spärlich verteilt. Die Zellen formieren ein Gewebe von grösserer Resistenz als Magen und Enddarm, sodass man die ganze Platte leicht herauspräparieren kann. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Zellen der Klappe secundär aus je zwei verschmolzen sind.

Auf Längs- und Querschnitten zeigen dieselben nämlich zwei deutlich unterschiedene Hälften, beide Flächen sind mit Cilien bedeckt, die vordere (ventrale) mit den kurzen Magencilien, die hintere (dorsale) mit den längeren Enddarmcilien. Die Kerne liegen meist in den ventralen Zellhälften. (Taf. VII, Fig. 5, IX, 1 b.) Das Plasma dieser gleicht dem des Magenepithels, es ist ziemlich homogen, manchmal etwas blasig, Amöbenzellen fehlen aber stets. Das Plasma der Dorsalhälfte wird durch zahlreiche chromophile (bes. siderophile) Körnchen und Vakuolen als Enddarmplasma charakterisiert. Die längsten Cilien finden sich an der Pylorusöffnung. Der Verschluss der Darmklappe erfolgt einfach durch flaches Anlegen an die Dorsalwand des Enddarms. So findet man sie meist, wenn letzterer leer ist. Dadurch, dass die wachsende Wurmanlage die Magenwand vor der Klappe in die Höhe drückt, wird vor der letzteren ein schliesslich recht langes Divertikel des Magens gebildet, das vor dem Pylorus mit einer gleich grossen Oeffnung in den Magen übergeht. Dieser Umstand bringt auf Längs- und noch mehr auf Querschnitten das täuschende Bild eines Nebendarms hervor. Es liess sich jedoch nachweisen, dass dieses schlauchförmige Magendivertikel, das dem Enddarm an Länge oft beinahe gleichkommt, mit letzteren unten niemals kommuniziert. Der Blindschlauch enthält auch nie Nahrungsteile. Eine solche Bildung, wie diese „Klappe", ist mir sonst nirgends zu Gesicht gekommen, ausser bei der Mittelmeerlarve, bei der sie fast identisch auftritt, aber bisher verkannt wurde.

Der „Enddarm"

führt seinen Namen nur in topographischer Hinsicht zu Recht, da er bis zum After entodermalen Ursprungs ist, wie wir bei der Mittelmerrlarve sehen werden. Sein histologisches Charakteristicum, die verschiedenartigen Körnchen und Brocken wurden bereits erwähnt. Dieselben finden sich in allen Zellen des Enddarms vom Pylorus bis zum After in individuell — wohl je nach dem Stande der Verdauung im Augenblick der Konservierung — verschiedener Menge und Grösse. Ebenso verhalten sich die neben ihnen auftretenden Vakuolen. Das Cilienkleid des Enddarms ist weit dichter, die Wimpern sind erheblich länger und dicker, als im Bereich des Magens. (Die des Oesophagus sind jedoch noch mehr ausgebildet.) Am längsten und am meisten chromophil sind die Enddarmwimpern an den Zellen nahe dem Anus, welche höher und unregelmässiger gestaltet sind als die übrigen und ein in viel Längsspalten zerlegtes Lumen umschliessen. Von allen Darmabschnitten wird nur der Enddarm bei der Metamorhose in ursprünglicher Gestalt und Länge in den Wurm übernommen.

Nach dem histologischen Habitus scheint somit der kurze Enddarm der hauptsächlich resorbierende Teil des Darmtraktus zu sein, wir finden ihn oft mit Nahrungsteilen — allerlei pelagischem Detritus, Protozoen, Peridineen etc. — prall gefüllt, während der kuglige „Magendarm" meist leer erscheint.

Cap. II.

Die Organogenese des Annelids.

Der zweite Teil unserer Untersuchung wird sich mit der Frage zu beschäftigen haben, in welcher Weise aus der so geschilderten Trochophora das Annelid hervorgeht. Schon in der Einleitung wurde betont, dass die Art der Entstehung eine von unsern sonstigen Anschauungen über Anneliden-Entwicklung recht abweichende ist. Die freischwimmende Larve wird nicht durch allmähliche Umbildung ihrer Organe zum Wurm, sondern dieser entsteht in seinen wesentlichen Teilen durch Neubildung aus besonderen Keimbezirken.

Besonders die ganze Haut mit ihren Organen ist neu, jede funktionierende Hautzelle der Larve geht zu Grunde, wie das ja von andern Gruppen, Platoden, Acanthocephalen, Nemertinen, Gnathobdelliden, Echinodermen, Nuculiden etc. bereits bekannt ist. Der Kopf (Prostomium) wird lediglich aus Zellen aufgebaut, die im Anschluss an das Hauptsinnesorgan und nervöse Zentrum der Trochophora (Scheitelorgan) entstehen. Der Rumpf wird gebildet aus einem Ring embryonaler Zellen, der um den After gelegen ist und seinerseits ebenfalls im Anschluss an ein larvales Sinnesorgan (nämlich das Präanalorgan) entsteht. Dazu kommen die im Trochophoragewebe entstehenden Verbindungsstücke von Kopf und Rumpf: Mu. lat., dors., N. lat. und endlich viertens der Darm, der teils neu-, teils umgebildet wird. Während das alles für die Gattung Polygordius überhaupt Geltung hat, wollen wir in diesem Kapitel dann weiterhin untersuchen, wie die Nordseelarve es fertig bringt, in ihrem Innern einen langen Wurmkörper in allen Teilen so auszubilden, dass derselbe in den Minuten der Metamorphose mit dem selbständig entstandenen Kopf zusammengelötet und sofort zum Leben im Sande fertig gestellt werden kann, und ihn dabei so zu beherbergen, dass bis zu diesem Moment die Trochophoragestalt und -Lebensweise unverändert beibehalten werden kann (Taf. VII, Fig. 4). Die Organe werden in ganz verschiedener Weise befähigt, dieses gemeinsame Ziel: die Anlage eines langen Wurmkörpers in einer kleinen kugligen Larve, zu erreichen.

Nur kleinere Abschnitte (Enddarm, Afterwulst, Oberschlundganglien) werden in annähernd der definitiven Form angelegt (1.), alle später langgestreckten Organe aber werden entweder (2.) aufgefaltet (Hautmuskelschlauch, Mesenterien, Peritoneum) oder (3.) eingestülpt (Tentakeln) angelegt. Ein ganz anderer Modus, der aber die Organe ebenfalls zu bedeutender und plötzlicher Streckung befähigen muss, ist der, dass die einzelnen Zellen

derselben durch ihre Form (und ihren inneren Bau) dafür vorbereitet werden. Dabei wird Faltung vermieden und dadurch Raum erspart. So entstehen (4.) die später flach ausgebreiteten Zellen des Wurmdarms aus den hochcylindrischen der reifen Larve, oder später dünne und lange Elemente werden in der Larve (5.) als breite und kurze Zellen angelegt (Seitenhaut, Somiten). Endlich beobachten wir umgekehrt (6.), dass später kurze oder eng ringförmige Organe als sehr lange Fasern oder sehr weite Ringe in der Larve gebildet werden (Mu. lat., dors., Nerv. lat., intersegmentale Sphinkteren, Mu. dorsoventr.). Kurz, wir sehen, dass die Larve um Mittel, ihr Ziel zu erreichen, nicht verlegen ist.

In einem Schlusskapitel wollen wir endlich untersuchen, in welcher Weise die so vorbereitete Larve nun das Kunststück macht, Kopfanlage, Rumpfanlage und diejenigen Organe, die aus dem Trochophorabestande übernommen werden (Verbindungsstücke und Darmkanal), in der kurzen Zeit der Metamorphose zu einem neuen Ganzen zu verschmelzen.

Es wird zweckmässig sein, diese 3 verschiedenen Komponenten in ihrer Genese getrennt zu betrachten, wobei wir die beiden ersteren als aus den „Wurmkeimen" entstehend, von letzteren zu sondern haben.

A. Die Wurm-Keime: I. Rumpf-Anlage.

Schon die jüngsten pelagischen Larven der beiden Helgoländer Polygordius-Arten zeigen ausser den bisher beschriebenen Eigentümlichkeiten am Afterpol einen Zellwulst etwa von gleicher Grösse wie die Scheitelplatte, der er gerade gegenüber liegt (Taf. I, 1). Diese junge Rumpfanlage erscheint zunächst als ein der Scheitelplatte ziemlich homologes Gegenstück. Beide enthalten ein wimperndes Sinnesorgan, an das sich zahlreiche kleine und, im Gegensatz zu allen den andern zarten Geweben der Larve, äusserst dicht zusammengedrängte (embryonale) Zellen gruppieren. Beide Organe sind gleichwertige Endstationen für die Retraktoren, den Mu. dorsalis, die Nervi laterales, denen sich bald auch die Mu. laterales gesellen. Ebenso findet alsbald die Basalfasermasse des Scheitels ihr Gegenstück in der Querkommissur des Unterschlundganglions, und schliesslich, wie dort die Levatoren des Schlundes übrig bleiben, so hier die Mu. levatores der Rumpfanlage.*)

Die Unterschiede liegen ja auf der Hand: oben die sechs übrigen anschliessenden Radiärnerven, die nicht (nicht mehr?) wie die N. laterales bis zum Gegenpol herabziehen, unten der Enddarm, der die Rumpfanlage mitten durchbohrt. Das Gesagte lässt sich fast ohne weiteres auch auf das entsprechende Stadium der Mittelmeerlarve anwenden. Bei näherer Untersuchung zeigt aber der Rumpfkeim unserer Nordseelarve alsbald weitere Besonderheiten, welche der Mittelmeerform fehlen.

Zunächst sehen wir, dass derselbe überhaupt nicht eigentlich selbst den Gegenpol der Scheitelplatte bildet, sondern dass der bereits erwähnte „anus larvae" den Pol der Hyposphäre einnimmt. Die Rumpfanlage mit dem von ihr umschlossenen After erscheint in die Tiefe gerückt und wird nach aussen von demjenigen Teil des dünnen Hyposphärenepithels frei bedeckt, den wir als Analfeld bezeichnet haben, und welcher seinerseits den spaltförmigen anus larvae umschliesst.

*) Weit auffallender ist diese Gleichheit der beiden Pole bei ganz jungen (Mittelmeer)-Larven. Hier entspricht der Zellplatte des Scheitelorgans mit ihrem Wimperschopf am unteren Pole der Larve ein gleich grosser, ovaler Zellhaufen vor dem (noch nicht ausgebildeten) After, der Rumpfkeim. Dieser trägt in der Mitte ebenfalls ein (kürzeres) Wimperbüschel.

Weiterhin sehen wir, dass nur die untere Hälfte der Rumpfanlage, der „Afterwulst", ein solider Zellring ist, dass aber an diesen sich eine kurze massive Ringfalte anschliesst, deren Konvexseite nach oben sieht, deren eines (inneres) Blatt dem Enddarm anliegt und in den Afterwulst übergeht, während das (hutkrämpenartige) Aussenblatt vorn direkt, seitlich und hinten durch Vermittlung einer dünnen Membran sich mit dem Hyposphärenepithel in der „Ansatzlinie" verbindet (Taf. VI, Fig. 1b, 3b).

So entsteht zwischen Analfeld einerseits, Rumpfknospe und Verbindungsmembran (resp. ventralem Aussenblatt) andererseits ein besonderer Raum („Periproktraum"), der durch den anus larvae nach aussen mündet, während er durch den After mit dem Enddarm (und durch die Poren der Seitennephridien wahrscheinlich mit dem Blastocöl) kommuniziert.

Endlich finden wir auf Schnitten, dass zwischen Enddarm und dem Innenblatt der beschriebenen Ringfalte jederseits noch eine kompakte Zellplatte, die Mesoblastanlage, sich befindet. Wir wollen jedoch aus praktischen Gründen diese und ihre Weiterentwicklung einstweilen ganz zurückstellen, um zu sehen, wie sich im Speziellen der ektodermale Teil der Rumpfanlage gestaltet und bis zur Reife weiter entwickelt. (Mesoblast: cf. pag. 50.)

a. Das Ektoderm der Rumpfanlage.

Vor Auftreten der Sekundärfalten:

Hier ist topographisch wie histologisch einiges Spezielle nachzutragen, denn bereits bei recht jungen Larven beginnen erhebliche Komplikationen platzzugreifen. Diese betreffen zunächst die erwähnte Ringfalte, welche nicht einheitlich bleibt, sondern sich in vier Teilen verschieden weiter entwickelt, d. h. genauer: die beiden seitlichen Teile entwickeln sich gleichartig, aber ganz anders als der ventrale und dorsale Abschnitt, die sich ihrerseits einander wenigstens annähernd gleichartig weiterbilden. Soweit diese Verschiedenheit das „Aussenblatt" berührt, wurde sie bereits erwähnt: ventral ist dasselbe schon früh sehr lang, sodass es bis zur Ansatzlinie reicht; seitlich erscheint es viel kürzer, geht aber in die schleierartig dünne, ektodermale Seiten- und Rückwand des Periproktraums über (Schema Textfig. 11); ein dorsales Aussenblatt tritt etwas später auf, übertrifft aber bald an Länge die seitlichen Teile, während es hinter dem ventralen Blatt stets zurück bleibt. Es zeichnet sich dadurch aus, dass es spitz zuläuft und dass seine Umschlagkante zum Innenblatt („Faltengrund") eine Zeitlang median tief eingekerbt ist (Taf. VI, Fig. 4a).

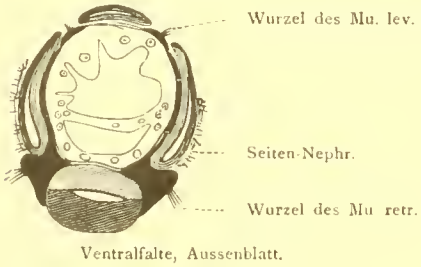


Fig. 9. Querschnitt durch den obersten Teil einer jungen Rumpfanlage, (ohne Sekundärfalten) schematisch. Die 4 Primär-„Taschen". Ektoderm: Aussenblatt dunkel, Innenblatt heller schraffiert, Mesoblast schwarz. Ebenso in Fig. 10—13.

Diese Umschlagkante der ganzen Ringfalte ist im übrigen dadurch kompliziert, dass sie auf wenig späterem Stadium in einen ventralen, dorsalen und zwei seitliche Teile getrennt ist. Zwischen dem ventralen Faltengrund und jedem seitlichen sind Mesoblastzellen eingekeilt, aus denen die Retraktoren, zwischen diesem und der dorsalen Umschlagkante treten etwas später Mesoblastzellen auf, aus denen die Levatoren entspringen.

Endlich ist hinzuzufügen, dass im Bereiche jedes Faltengrundes Aussen- und Innenblatt

seitlich verschmolzen sind, sodass man hier eigentlich von vier Taschen sprechen müsste (cf. Schema Textfig. 9 und Taf. VI, Fig. 3a).

Noch einige Worte über die Gründe der Verschiedenheit der Falten, die natürlich mit ihren Funktionen zusammenhängen:

Die Ventralfalte ist von Anfang bis zu Ende die bei weitem stärkste, weil einmal, wie wir bei der Mittelmeerlarve sehen werden, die ganze Rumpfanlage ventralen (präanalen) Ursprungs ist, andererseits, weil hier die N. laterales aufzunehmen und später die mächtigen Ganglien und Fasern des Bauchstrangs auszubilden sind. Schon auf dem Stadium der Fig. 1 (Taf. I) sehen wir an den beiden seitlichen Ecken des unteren Aussenblattrandes die N. laterales (noch ohne Mu. lat.) eintreten und median zur künftigen Querkommissur des Unterschlundganglions zusammentreten.

Die Dorsalfalte wird erst dann als solche deutlich, wenn die dorsalen Levatoren ausgebildet sind und der Mu. dorsalis der Larvenhaut mit den Fasern der dorsalen Longitudinalmuskeln in Verbindung tritt. Der Grund dieses späteren Auftretens liegt darin, dass die Longitudinalmuskeln überhaupt später gebildet werden als die Anlage des Bauchstrangs, welche von vornherein ein starkes Überwiegen der ventralen Teile bedingt.

Die Seitenfalten endlich sind die einzigen, deren Aussenblätter auf den jüngsten Stadien stärker sind als später. Dieselben tragen von Anfang an die Seitennephridien, sie bekommen relativ wenig Zellzuwachs und während die beiden andern Falten ihre Masse nur durch immer weitergehende Faltung unterbringen können, müssen die Seitenfalten sehen, wie sie mit ihren spärlichen, immer länger und dünner ausgezogenen Zellen die Verbindung zwischen den mehr und mehr auseinanderrückenden Bauch- und Rückenteilen herstellen.

Über die Histologie dieses jungen Rumpfektoderms ist nicht viel zu sagen. Wir haben es mit typisch embryonalem Gewebe zu thun, die grossen ovalen Kerne sind so dicht gedrängt, dass Zellgrenzen zu sehen ausgeschlossen ist, dabei sind Mitosen in allen Teilen der Rumpfanlage sehr häufig.

Die Kerne zeigen i. a. das Bestreben, ihre Längsachse senkrecht zur Wachstumsachse einzustellen und liegen daher meist parallel neben einander. Zunächst sind alle Blätter, noch lange oder eigentlich stets die Seitenblätter einschichtig.

Der Analwulst zeichnet sich dadurch aus, dass seine länglichen Kerne im distalen Zellabschnitt liegen, dass der proximale stets fein gestreift erscheint und dass alle Zellen kranzartig auf den Innenrand des Wulstes zu konvergieren, welcher von den Ringfasern des analen Sphinkter eingenommen wird. Letzterer scheint mesenchymatischer Herkunft zu sein. Bemerkenswert ist im Analwulst besonders das Präanalorgan, eine grosse ovale Zelle direkt am ventralen Rande des Afters, deren Zellleib ganz merkwürdig hell und locker für eine Wimperzelle ist. Die Cilien sind äusserst dünn, sie inserieren in der üblichen Weise vermittelst Basalknöpfchen (cf. Taf. VI, Fig. 5).

Damit haben wir ein ziemlich erschöpfendes Bild des jungen Rumpfektoderms gewonnen, es erübrigt nur noch zu bemerken, dass die Formen der Falten einigermassen variabel sind, dass schon früh eine Bewegung, die in einem Glätten und Zusammenziehen der Falten besteht, bemerklich ist, und endlich, dass bis zur Ausbildung des levator dorsalis häufig beobachtet wird, wie durch Kontraktion der Retraktoren der ventrale Teil nach oben gezogen wird,

während die dorsale Falte nach unten, vor den anus larvae rückt und der Enddarm rechtwinklig nach vorn gebogen wird (Taf. VI, Fig. 2a, 2b).

Weiterentwicklung des Rumpfektoderms bis zur Reife.

1. Analwulst. Einfach sind die Veränderungen, welche der Analwulst erleidet. Seine Zellen und Kerne behalten die kranzförmige Anordnung bei, letztere werden auffallend lang-

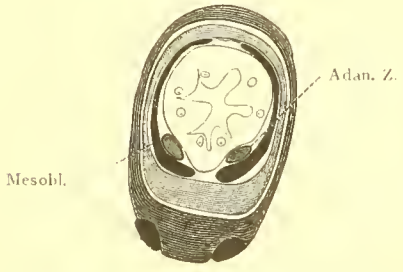


Fig. 10. Querschnitt durch den oberen Teil einer jungen Rumpfanlage, schematisch, noch im Bereich der seitlichen Aussenblätter. (Vergl. Fig. 12.)

Fig. 11. Querschnitt durch den unteren Abschnitt einer jungen Rumpfanlage, schematisch. Die „Seitenmembran" liegt i. W. dem Innenblatt dicht an.

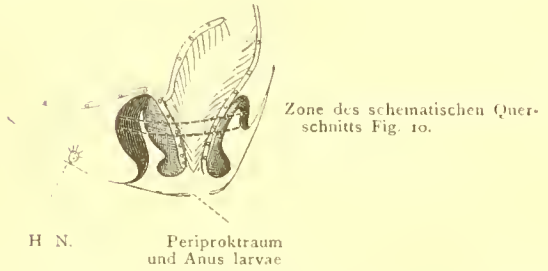


Fig. 12. Sagittalschnitt durch eine junge Rumpfanlage, schematisch. Verhältnis derselben zur Larvenhaut u. zum Darm.

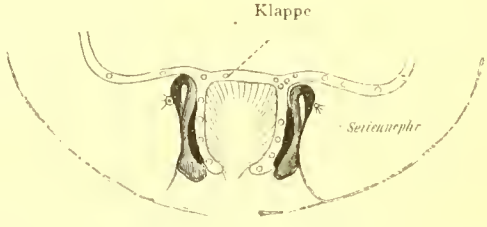


Fig. 13. Frontalschnitt durch eine junge Rumpfanlage, schematisch.

oval (Taf. VIII, Fig. 2B). Zwischen den spitzkegligen Zellen sehen wir bei mittelalten Larven rundliche Drüsenzellen auftreten, wie wir sie im ersten Kapitel an den Trochen und im Larvenepithel kennen gelernt haben. Ihr Schicksal ist ein zweifaches: z. T. bleiben sie regellos zerstreut und behalten ihre larvale Form, z. T. aber werden sie langgestreckt, stellen sich zu einzelnen Bündeln vereint, radiär zum After ein und verwandeln sich zu den eigenartigen „Klebzellen" des Wurmes. Das sind 16 spargelbundartige Gruppen von je 20—30 lang prismatischen Zellen, die am proximalen Ende den Kern und spärliches Plasma enthalten, während aussen eine homogen glasige Masse statt der zuerst auftretenden Sekretkugeln auffällt. Die einzelnen Bündel ragen etwas über die Analwulst heraus, ihre Thätigkeit als Haftorgane beginnt natürlich erst nach der Metamorphose (Taf. I, Fig. 11). Wie ich mich überzeugen konnte, beruht das Festhaften des Wurmes rein mechanisch auf der Klebkraft des Zellsekrets, auch bei

Polygordius neapolitanus, bei dem Fraipont (l. c.) es auf Festsaugen vermittels des Anus zurückführt. An einem solchen Prismenbündel hängt der junge Wurm so fest, dass selbst ein starker Wasserstoss mit der Pipette ihn häufig nicht vom Glase zu lösen vermag. Die Klebkraft der Zellen ist auch noch an toten Bruchstücken zu beobachten. Leider nützt uns die Erkenntnis der Umwandlung von Drüsenzellen in Klebzellen und der Natur des Sekrets dieser Zellen nichts für die Erkenntnis der Natur des eigentlichen unveränderten Drüsenzellensekrets.

Unterhalb des Ringes von Klebzellenbatterien, die sich beim Wurm auf über 30 vermehren, findet man bei beiden helgoländer Larven einen Ring von unregelmässigen schwarzbraunen Flecken amorphen Pigments, dass dem in den Trochen von Polygordius appendiculatus vorkommendem Pigment sehr ähnlich sieht. (Taf. 1, Fig. 11.) Auch nahe dem After finden sich solche Pigmentflecken.

Das Präanalorgan wird noch grösser und deutlicher, weshalb ich es früher überhaupt erst vom Auftreten der ersten Sekundärfalte an beschrieb, vor allem werden seine zarten Wimperhaare länger, sodass ihre Spitzen den Anus larvae zu durchsetzen vermögen, was für ihre Bedeutung als Sinnesorgan natürlich wichtig ist. Stellenweise erscheint das Organ zapfenförmig aus dem Analwulst herausgedrückt. Bei älteren Larven wird dasselbe jedoch zurückgebildet und verschwindet noch vor der Metamorphose. Es erinnert an verschiedene Erscheinungen bei anderen Anneliden. Abgesehen von der Mittelmeerlarve, bei welcher es zuerst einfach, später doppelt auftritt*), werden wir an die sog. präanalen „Blasen" z. B. der Pomatoceroslarve**) u. a. erinnert. Auch das Plasma des hier beschriebenen Organs ist so hell, dass das Bild einer Grube oder Blase entsteht, und die zarten Wimpern können leicht übersehen werden. Andrerseits denken wir daran, dass an dieser Stelle bei vielen Larven die ventrale Flimmerrinne (Neurotrochoid Eisigs) endet, wie sie auch bei Pomatoceros mit der „Blase" endet. Endlich darf man nicht ausser Acht lassen, dass bei andern Trochophoren (so auch bei der Mittelmeerlarve) der Afterwulst einen Telotroch mit allseitiger Wimperbekleidung darstellt, an den ja auch auf die Drüsen wie die Form der Zellen bei unserer Larve deutlich genug erinnern. Alle diese drei wimpernden Organe könnten mit einander genetisch zusammenhängen, wobei die Vermutung nicht von der Hand zu weisen ist, dass das unpaare einzellige Sinnesorgan am untern Trochophorapol das ursprüngliche ist, denn bei der Mittelmeerlarve sehen wir es schon ausgebildet, wenn die ganze Rumpfanlage noch aus einigen präanalen Zellen besteht. Wir werden darauf zurückzukommen haben.

Endlich sind noch die zwei Analcirren zu erwähnen, welche am Afterwulst der kleineren Nordseelarve gegen Ende der Entwicklung als lange mit zarten Sinneshaaren versehene Auswüchse des Ektoderms zwischen Haftorganen und Anus, entstehen. (Taf. 1, Fig. 11, 7—9).

II. Die Faltensysteme des Rumpfes zeigen ungleich wichtigere und weitergehende Veränderungen, da sie die gesamte Haut und das Nervensystem zu liefern haben.

Das letztere beginnt, wie schon erwähnt, mit dem Unterschlundganglion, dessen Querkommissur aus der Vereinigung der Nervi laterales im Anfang des ventralen Aussenblattes

*) Von E. Meyer neuerdings (l. c.) als „Adanaldrüsen" beschrieben; die kurzen (bei der M.-Larve ziemlich starren) Cilien dieser Zellen sind an konserviertem Material leicht zu übersehen.

**) v. Drasche, Beiträge zur Entwicklung der Polychäten 1.

resultiert. Von hier aus sehen wir zunächst zarte Medianfasern der Aussenfläche der Bauchfalte folgen. Dieselben treten alsbald auch auf das Innenblatt über und lassen sich bis in die Nähe des Analwulstes verfolgen. Dabei vermehren und verstärken sie sich allmählich und werden in zwei neben einander verlaufende Längsstränge zerlegt, zwischen denen zunächst ausser der ersten keine Querkommissuren nachweisbar sind. Gleichzeitig mit dieser Längsteilung der Fasern sehen wir die umliegenden embryonalen Zellen sich als Ganglienzellen von den seitlichen Zellen der Ventralfalte sondern. Ihre Kerne erscheinen grösser, runder und heller als die der letzteren. Von der Fläche gesehen, kann man zunächst eine Anordnung in undeutlich aufeinanderfolgenden Zellhaufen, den segmentalen Ganglien, beobachten, die aber bald zu einem gleichförmigen ungegliederten Bauchstrang verschmelzen. Gegen Ende der Entwicklung und beim Wurm lässt sich eine schwache Gliederung wieder nachweisen, die in einer geringen Anschwellung der Ganglienzellenschicht im Bereich jedes Segments besteht.

Eine Hauptschwierigkeit für die reife Larve ist, den gesamten „Hautmuskelschlauch" des Annelids in sich zu beherbergen und zwar in den beiden zur Verfügung stehenden Räumen vor und hinter dem Enddarm unterzubringen. Dabei müssen die hier gelagerten zwei Hauptmassen des Rumpfes seitlich Segment für Segment in geordneter Verbindung stehen. Diese beiden, also der ventrale und dorsale Hauptabschnitt, sind dadurch so voluminös, dass sie die vier mächtigen Longitudinalmuskeln bergen müssen, wozu ventral noch der gleich mächtige Bauchstrang hinzukommt. Diese Teile werden daher in je eine Reihe dicht zusammengepresster Falten gelegt. (Taf. VII, VIII, IX.)

Anders die Seitenteile. Dieselben sind im Wurm sehr unbedeutend, da in den Seitenlinien desselben die dorsalen und ventralen Longitudinalmuskeln fast zusammenstossen (Taf. IX, Fig. 3A). In der Larve sind sie viel auffälliger (Taf. IX, 2B, 1C), sie sind zwar, wie die ganze Rumpfanlage, sehr viel kürzer als nach der Verwandlung, dafür sind sie aber, zumal im oberen Abschnitt, mindestens ebenso viel breiter, als sie kürzer sind. Wir sehen daher einen ganz anderen Modus der Plazierung dieser Rumpfteile. Eine weitere Faltung tritt nicht auf, an das Innenblatt (von der Länge des ganzen Rumpfkegels) schliesst sich das viel kürzere Aussenblatt an, mit dem Seitennephridium und mit seiner membranartigen Verlängerung zur Ansatzlinie. (Taf. VIII, Fig. 1A-E.) Beide Blätter sind viel dünner geworden als früher.

Die Zellen der seitlichen Rumpfanlage sind dorsoventral extrem lang gezogen, ihre Kerne lang stäbchenartig gestaltet. (Taf. XI, Fig. 4.) Auch eine solche Anlage ist naturgemäss befähigt, aber nur durch völlige Gestaltveränderung ihrer Zellen, sich zu einem langen schmalen Strang, wie ihn die Seitenlinie des Annelids darstellt, umzubilden.

Das giebt nun ein recht kompliziertes Bild, denn die auf so verschiedene Weise zur Verlängerung befähigten vier Rumpfflächen liegen ja nicht jede selbständig im Blastocöl, sondern jeder Teil der gefalteten Bauchhaut ist stets mit dem entsprechenden Rückenteil des gleichen Segments durch einen langen schmalen Zellstrang seitlich verbunden. Die Komplikation wird dadurch erhöht, dass die Ausbildung und Anordnung von Bauch- und Rückenfalten merkwürdig selbständig vor sich geht, wobei zunächst schon die Faltungsrichtung beider durchaus nicht stets übereinstimmt, sondern oft bis um 90° differiert. (cf. Taf. VII, Fig. 2, 3.) Ferner ist in beiden Faltensystemen das Lageverhältnis der vorderen Falten zu den hinteren sehr wechselnd, und endlich ist auch die Bewegung in den dorsalen und ventralen

Teilen unabhängig von einander, sodass diese Falten umgelagert werden, während jene stehen bleiben u. s. f. Bei alledem müssen die dehnbaren Seitenteile sehen, wie sie diesen Evolutionen folgen können.

Betrachten wir nun zunächst genauer den Modus der weiteren Faltung der schon gezeigten ventralen und dorsalen „Primärfalte" einer jungen Rumpfanlage. Während wir sahen, dass bei weiterem Wachstum die Zellen an den Seiten dünner und schmäler werden, findet vorn und hinten ein starkes Dickenwachstum im Ektoderm statt, dabei steigt der „Faltengrund" gegen den Magen, soweit als möglich, auf. (Taf. VI, Fig. 5.) Wenn nun hier das weitere Vordringen sistiert ist, muss, da vorderer und hinterer Rand an Ansatzlinie und Analwulst fixiert sind, irgendwo eine Einstülpung stattfinden und das geschieht am Faltengrund, sodass in das

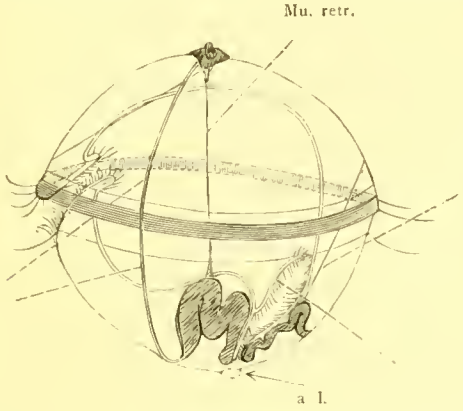


Fig. 14. Die erste ventrale Sekundärfalte stülpt sich in das Lumen der Primärfalte ein.

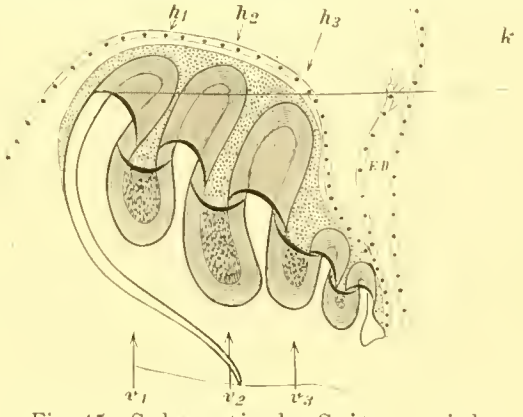


Fig. 15. Schematische Seitenansicht einer ventralen Rumpfanlage. „Hohltaschen" und „Volltaschen". Der ausfüllende Mesoblast punktiert angegeben.

Lumen der Primärfalte nun von oben her eine „Sekundärfalte" eindringt. (Taf. VII, Fig. 1.) Beide Faltenarten sind topographisch wesentlich verschieden. Nur das Lumen der ersteren ist wirklich leer (also ihre Innenfläche = Aussenfläche der Wurmhaut), das der Sekundärfalte ist dagegen ausgefüllt von Mesoblastanlagen (Innenfläche = Innenfläche der Wurmhaut, Aussenfläche = Aussenfläche). Wir bezeichnen sie daher als erste „Vollfalte"; die ursprünglich einfache Primärfalte wird von ihr gleichzeitig in zwei „Hohlfalten" zerlegt, wobei ihr Lumen zuerst nur oben gespalten, dann auch an der Basis zweigeteilt wird. Dass jedes einzelne Blatt zugleich einer „Vollfalte" und einer „Hohlfalte" angehört, ergiebt sich von selbst.

Der weitere Verlauf ist nunmehr leicht zu verstehen. Ebenso wie die erste Vollfalte durch Einstülpen des Grundes der primären Hohlfalte gebildet wird, so entsteht die zweite aus einer der sekundären Hohlfalten, und zwar fast stets aus der zweiten (analwärts), wodurch erreicht wird, dass das primäre Aussenblatt ungefaltet bleibt. Das ist deshalb nicht unwesentlich, weil diesem so ermöglicht wird, unverändert mit dem entsprechenden dorsalen Teil durch das einzige Aussenblatt jeder Seite verbunden zu bleiben. Die weiteren Komplikationen betreffen also sämtlich nur die Derivate der primären Innenblätter. Den Aussenblättern (also den vordersten Rumpfteilen des Wurms) ist eine solche Konstanz vonnöten, weil einmal sämtliche leitenden und kontraktilen Verbindungsfasern (mit Larve und Kopfanlage) in ihnen wurzeln, andrerseits aber deshalb, weil wichtige Larvenorgane, die Seitennephridien, auf der Aussenfläche der Seitenfalten und an den Seitenkanten der Ventralfalte liegen, die ungestört bleiben müssen.

Wie die zweite, entstehen nun die weiteren Vollfalten, indem fast stets jeweils die analwärts letzte Hohlfalte eingestülpt wird. Endlich erhalten wir so eine ganz Reihe von ziemlich parallelen Blättern hinter einander, die nun in der etwas vertikal verlängerten Larve vorwiegend horizontale Lage haben, während die Aussenblätter ziemlich senkrecht herabziehen. Der Medianschnitt auf Taf. VII, Fig. 4 zeigt z. B. neun Vollfalten dorsal, vier grosse und drei sehr kleine ventral, letztere sind von der vierten völlig überdeckt. Wenn man solche Larven lebend sieht, so begreift man nicht, wie die dünne Larvenhaut die — jede in sich — in kräftigster Bewegung befindlichen Wurmfalten in ihrer künstlichen Lage festhalten kann, zumal man ja die Suspensoren, die das ermöglichen, nicht sehen kann. Dazu ist noch zu bemerken, dass die Larve kleine, flache Falten, wie diese drei letzten ventralen, im Augenblick zu verändern, auszuglätten oder z. B. in zwei höhere Falten zu verwandeln vermag, was darauf hindeutet, dass die Suspensoren bis zu einem gewissen Grade nachgiebig sind.

Über die „Falten" muss jedoch noch etwas ausgesagt werden, um ein völliges Verständnis ihrer Lagebeziehungen zu ermöglichen.

Es sind nämlich gar keine einfachen Falten, wie wir sie etwa mit einem Stück Papier herstellen können, und wie es auf den Medianschnitten der Taf. VII scheint, sondern die beiden Blättter jeder Falte sind nahe der Umschlagstelle oder Kante seitlich derart verbunden, dass lauter Taschen entstehen, die sich, abwechselnd hohl und gefüllt, abwechselnd die Öffnungen nach aussen und innen kehrend, aneinander reihen, wobei letztere sämtlich ungefähr in einer Ebene liegen. (cf. Schema Textfig. 15.) Dabei geht die Aussenwand einer Tasche direkt in die Innenwandung der nächsten über, wie die Abbildungen besser als Beschreibungen verdeutlichen können. Was also auf Medianschnitten z. B. eine „Vollfalte" darstellt, und was wir auch weiter so bezeichnen wollen, besteht aus zwei Teilen, einem distalen, d. i. der eben beschriebenen Tasche, und einem proximalen, seitlich offenen, dessen Wände von den Wänden der zwei benachbarten Hohltaschen gebildet werden. Analog zeigen die „Hohlfalten" proximalwärts (darmwärts) gerichtete Taschen, während sie distal von den Vollfalten-Taschen begrenzt werden. Den Übergang von Hohltaschen in Volltaschen kann am besten auf Querschnitten der Falten studieren. Verfolgt man z. B. eine der „Hohlfalten" von ihrer (darmwärts gerichteten) Kante auf solchen Schnitten bis zu ihrer (distalen) Öffnung, so erblickt man zunächst einen ringsgeschlossenen kompakten Ring, dessen Lumen weiter und weiter wird, bis seitlich die Trennung der zwei Ringhälften erfolgt. Gleich darauf schliesst sich jede Ringhälfte mit der benachbarten Hälfte einer anderen „Falte" zu einem neuen Ring zusammen, der nunmehr aber den Querschnitt einer Voll-Tasche darstellt. Die Fasern des Bauchstrangs, die vorher aussen verliefen, finden sich jetzt innerhalb des Ringes, ebenso die Längsmuskeln und der Mesoblast überhaupt. (Vergl. Fig. 16.)

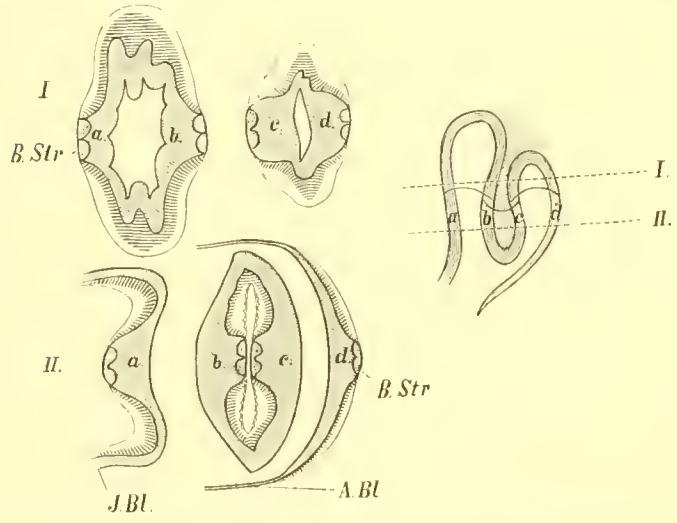


Fig. 16. Entstehung einer „Volltasche" (Schnitt II: b, c) aus den benachbarten Wänden zweier „Hohltaschen" (Schnitt I: a, b und c, d) nach Querschnitten.

Wir mussten auf diese Verhältnisse soweit eingehen, um ein Verständnis dafür zu gewinnen, wie die beiden Faltensysteme durch das glattgespannte Seitenektoderm verbunden sind, eine Erscheinung, die zunächst weit einfacher erscheint, als sie aus Schnitten zu eruieren ist. Ohne solche ist ihre Erkenntnis unmöglich und auch aus Schnittserien dieses Gewirrs von ineinander übergehenden Falten, Mesoblastanlagen etc. lässt sich ein plastisches Bild nur durch Konstruktion von Hilfsmodellen gewinnen.

Das seitliche Ektoderm zerfällt, wie gesagt, in ein Aussen- und Innenblatt. Das erstere zeigt einfache Verhältnisse bezüglich der Bauch- und Rückenteile, es ist von Anfang an (cf. junge Rumpfanlage) mit dem dorsalen und dem ventralen primären Aussenblatt verbunden. Da es viel kürzer als diese beiden ist, so bildet seine untere Grenze eine analwärts konkave Kurve, indem es an seinem Ansatz vorn und hinten eine (stark variierende) Strecke weit herabzieht. Diese Kurve bedeutet natürlich gleichzeitig den oberen Rand der „Seitenmembran" des Periproktraums. (Textfig. 17 punktierte Kurve von A.Bl. zu A.Bl.)

Fig. 17. Schematische Seitenansicht der Rumpfanlage, zur Topographie des lateralen Ektoderms. Darm-Umrisse eingetragen. Mesoblast schraffiert.

Wie steht es aber mit dem Innenblatt?

Die Form desselben ist im wesentlichen ein Dreieck, dessen Basis der obere Seitenrand (= Faltengrund) darstellt, dessen Spitze in den Analwulst überführt. Die kürzesten, der Spitze nahen Teile bilden natürlich die seitlichen Verbindungen im Bereich des Schwanzabschnittes, die längsten (nahe der Basis) verknüpfen diejenigen Rumpfteile, welche auf den vordersten Rumpfabschnitt folgen. Dieser selbst ensteht aus den primären Aussenblättern des Bauchs, Rückens und der Seite. Zwischen diesen Endpunkten entsendet nun jede Bauchfalte einen schmalen Streif dieses Dreiecks („Seitenzone") zu dem zugehörigen Rückentheil, welcher aber, wie wir oben sahen und wie Fig. 3, Taf. VII ohne weiteres zeigt, in seiner topographischen Lage, (Hohlfalte oder Vollfalte, vertikal oder horizontal) durchaus unabhängig von der ersteren ist. Häufig entspricht etwas mehr als eine Rückenfalte einer ventralen Falte. (cf. Taf. VII, Fig. 5.) Und zwar geschieht diese Verknüpfung der Falten mit dem glatten seitlichen Innenblatt in folgender Weise: Jede Seitenzone setzt sich im Bereich der Falten in die oben erwähnten Seitenflächen der Voll- und Hohltaschen fort, so zwar, dass bei normaler Lagerung (Taf. VII, Fig. 5) die Seitenfläche

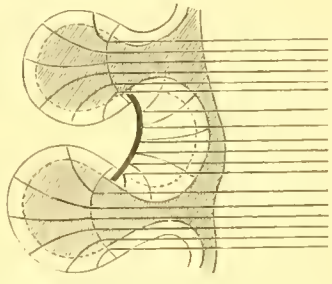


Fig. 18. Verhältnis der „Seitenzonen" des Innenblattes zu den Seitenteilen der Bauchfalten (bei vertikaler Faltungsrichtung). Rechts ist der Darm zu denken.

einer Volltasche einfach in stumpfem Winkel in die Seitenzone übergeht, während die Seitenfläche einer Hohltasche, die ja selbst vom Enddarm distalwärts zieht, in spitzem Winkel als „Seitenzone" zum Darm zurück biegt (cf. Schema Textfig. 17 u. 18.) Auf diese Weise setzt sich die ventrale und dorsale Seitengrenze des erwähnten Dreiecks zusammen aus diesen scharf konturierten Umbiegungsstellen an der Basis jeder Hohltasche, zwischen denen im Bereich jeder Vollfalte die Kontur undeutlicher wird. Diese Unterschiede werden verwischt, wenn die Falten mehr dem Enddarm parallel verlaufen (Ventralf. der Fig. 3, Taf. VII), sie können umgekehrt werden, wenn die Falten, was auch vorkommt, von vorn oben nach unten hinten gerichtet sind (erste ventrale Vollfalte derselben Abb.). Durch solche Veränderungen wird natürlich auch die Stellung der aufeinander folgenden Seitenzonen zu einander alteriert und es kann zu vorübergehender Faltung kommen, die das seitliche Innenblatt noch weiter verkürzt, sich jedoch (vermutlich wegen der starken dorsoventralen Spannung) auf Frontal- wie Querschnitten nur als massive Verdickung des oberen Teils der Seitenwand kundgiebt. Immer aber strebt die Rumpfanlage, die vorstehend als normal beschriebene Lagerung ihrer Seitenteile wieder einzunehmen. Dass dieselben stark elastisch und beweglich sind und sein müssen, wurde bereits erwähnt.

Zum Schluss sei hinzugefügt, dass die vier Mu. suspensores, deren Lage ohne die eingehendere topographische Schilderung der letzten Seiten nur ungenau im ersten Kapitel (pag. 20) angegeben werden konnte, eben der beschriebenen Grenzkontur zwischen Seitenzonen und Taschen-Seitenflächen folgen und von hier aus die an ihnen (abwechselnd an der einen und andern Seite) aufgereihten Taschen an einander festhalten. Einzelne, auch dicke Schnitte wie Fig. 5, Taf. VII geben davon natürlich nur ein mangelhaftes Bild.

b. Der Mesoblast der Rumpfanlage.

In der Rumpfanlage der Nordseelarve suchen wir vergeblich nach den bandförmigen „Mesodermstreifen", wie wir sie bei Annelidenlarven und zumal auch bei der bekannten „Lovén'schen Larve" zu finden gewohnt sind, mit ihren Teloblasten und ihren kästchenartig aufgereihten Somiten. Statt dessen finden wir jederseits zwischen dem Enddarm und der Ektodermkappe eine kompakte Masse embryonaler Zellen, oder eigentlich von Kernen, denn die Zellen sind so zusammengepresst, dass zwischen den grossen Kernen das Plasma fast verschwindet. Aus dieser embryonalen Zellmasse werden nun schon während des Larvenlebens alle die Organe gebildet, die wir als mesodermal oder mesoblastisch zu bezeichnen pflegen. Auch ihre Bildung geschieht auf sehr verschiedene und eigentümliche Weise, da sie sich den eigentümlichen Raumverhältnissen fügen müssen, und so zum Teil in die „Vollfalten", zum Teil zwischen Seitenfalte und Darm und zum Teil an die Aussenfläche der vier Aussenblätter zu liegen kommen. Dabei verraten sie eine ganz erstaunliche Anpassungsfähigkeit, werden sie doch teils in definitiver Länge, aber aufgefaltet, teils zu kurz, aber stark dehnbar, teils zu lang, aber extrem kontraktil angelegt, sodass bei der Metamorphose die verschiedenartigsten Prozesse sich gleichzeitig abspielen müssen, um die Annelidorgane fertig zu stellen. Hauptsächlich werden die folgenden Organe gebildet:

I. { Mu. Retractores;
  Mu. Levatores, Mu. Suspensores, (Adanalzellen);

II. { Mu. longitudinales, Mu. dorsoventrales;
  Mu. transversales, ventrale und dorsale Splanchnopleura, (Mesenterien);

III. { Laterale Splanchnopleura, Dissepimente, Mu. dissep., Mu. sphinct. intersegm., Mu. intestinales;
  Ferner: Blutgefässe, Nephridien. — (Gonaden.)

Die Gonaden werden erst im Anneliden differenziert, die Nephriden werden als Zellhaufen angelegt, die sich erst im Wurm weiter ausbilden, auch die Blutgefässe werden nur angelegt und kommen erst mit der Blutbildung im Annelid zur Entfaltung.

Die Reihenfolge und die beigefügten Zahlen bedeuten die periodische, wenn auch nicht genau konstante Aufeinanderfolge in der Organausbildung, wir wollen daher der Übersichtlichkeit halber unserer Betrachtung diese drei Perioden zu Grunde legen, deren erste etwa bis zum Auftreten der ersten ventralen Sekundärfalte reicht, und so mit dem ersten Hauptabschnitt in der Ektodermentwicklung (cf. pag. 41) zusammenfällt.

1. Periode:

Der Mesoblast sehr junger Larven nimmt zwischen Enddarm und Ektoderm relativ viel mehr Platz ein, als das später der Fall ist, auch quillt er förmlich oben aus dem Ektodermkegel heraus, alles, weil dieser zunächst sehr kurz bleibt und noch keine „Vollfalten" dem Mesoblast Raum geben. (Vergl. Taf. VI, Frontalschnitt Fig. 1b.)

Diese junge kompakte Mesoblastanlage liegt noch fast ganz ventral, ihre beiden Hälften sind auch vorn median durch einen ziemlich beträchtlichen Raum getrennt. (Taf. VI, Fig 3.)

Jede Hälfte lässt drei ineinander übergehende, sehr wechselnd gut gesonderte (z. B. Taf. VI, Fig. 3a) Teile unterscheiden: 1. einen medianen mit besonders grossen Kernen, der am weitesten analwärts herabreicht und am Ende wenn auch nicht stets in einer besonders grossen Zelle, so doch in einer Zellgruppe endet, die als Keimstätte des Mesoblast angesehen werden muss. (Taf. VI, Fig. 3b.) Nicht selten endigt diese Mesoblastpartie, sowohl jetzt als auch später, wenn sie sich längst als „Adanalzellen" abgeschnürt hat, je in einer besonders grossen und grosskernigen Zelle, die man den bekannten „Urmesodermzellen" der Mittelmeerlarve u. a. gleichsetzen kann. (z. B. Taf. VIII, Fig. 2B.) Dass dieselben nicht stets deutlich sind, liegt offenbar daran, dass sie nur kurz vor jeder neuen Teilung ihre Nachbarzellen an Grösse übertreffen. Die von ihnen gelieferten Zellen teilen sich aber lebhaft weiter, sodass man nicht etwa das Wachstum des Mesoblast lediglich auf Nachschub von diesen Zellen aus zurückführen darf.

An den medianen schliessen sich 2. seitlich der grössere centrale Abschnitt jeder Mesoblastanlage, der aus etwas kleineren Zellen und dunkleren Kernen besteht und oft wie in sich zusammengedrückt aussieht, so dass auf der einen Fläche dieses Zellkomplexes eine tiefe Kerbe deutlich wird, während die entgegengesetzte konvex gebogen erscheint. In dieser Zellenmasse wurzelt oben der Retraktor, und zwar dort, wo sich ein zungenartiger Zellfortsatz von ihr aus in die Furche zwischen den ventralen und jeden seitlichen „Faltengrund" einkeilt. (Textfig. 19, Taf. VI, Fig. 3a retr.) Wir werden später bei der Mittelmeerlarve sehen, wie der Retraktor von der obersten Zelle des Mesodermstreifs schon gebildet wird, wenn dieser erst

6—7 Zellen zählt. Auch bei der hier behandelten Form ist er das erste und eine ganze Weile das einzige Organ des Mesoblast.

Ausser dem medianen und centralen Abschnitt kann man endlich 3. den lateralen Mesoblast unterscheiden, der an der Innenseite des Seitenektoderms zunächst bis zur seitlichen Mitte des Enddarms, erst später bis zur dorsalen Mittellinie hinzieht. Ein oberer, dünn auskeilender Teil dieses Mesoblast-Abschnitts übergreift den Faltengrund des Seitenektoderms. (Taf. VI, Fig. 1a,1b.)

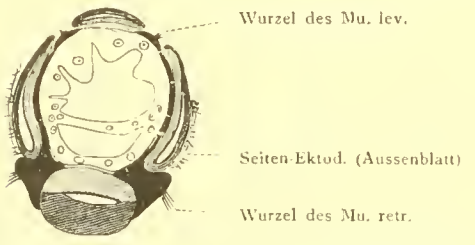


Fig. 19. Mesoblast einer jungen Rumpfanlage vor Auftreten der Sekundärfalten (schwarz).

Ein zweiter Abschnitt der ersten Periode wird dadurch eingeleitet, dass die dorsalen Gegenstücke der Retraktoren, die Levatoren auftreten, die dem oberen Teil des nach hinten vorgedrungenen lateralen Mesoblast entspringen. (Textfig. 19, Taf. VI, Fig. 3c.) Wir können also jetzt von einem vierten Mesoblastabschnitt, dem dorsalen, sprechen. Auch dieser entsendet alsbald jederseits einen Ausläufer nach der Aussenfläche des dorsalen Ektoderms, der sich median mit dem der andern Seite vereinigt — im Gegensatz zu den äusseren Mesoblast-Zipfeln der Ventralseite, die immer (später durch das Bauchmark) getrennt bleiben. Weiterhin haben sich jetzt die Lagebeziehungen der »medianen« und der »centralen« Mesoblastmasse geändert. Die erstere wird nach oben zu ganz von der letzteren überwachsen, so dass diese hier jetzt selbst an den Darm und die Medianlinie anstösst. Unterhalb dieses Mesoblastteils, den wir nunmehr einfach als ventralen zu bezeichnen haben, liegen die grosskernigen Zellen des früheren „medianen" Abschnitts als eine linsenförmige Gruppe, die den Enddarm vorn seitlich einbuchtet („Adanalzellen") (Taf. VI, Fig. 1b, 4b).

Die ganze Mesoblastanlage hat sich (mit dem Rumpfkegel) mehr gestreckt und ist dabei wesentlich dünner geworden, so dass das Ektoderm dem Darm mehr genähert ist, dabei beobachten wir rege Zellvermehrung mit vielen Mitosen und starkes Wachstum.

Dabei treten an den vorderen seitlichen Kanten des ventralen Mesoblast jetzt einige wenige Fasern auf, die sich als Verlängerung der Retraktoren bis zum Afterwulst herab verfolgen lassen. Es sind die bereits öfter erwähnten ventralen Suspensoren, denen sich das dorsale Paar als analoge Verlängerung der Levatoren erst nach einiger Zeit zugesellt.

Beide Muskelpaare bekommen ihre selbständige physiologische Bedeutung erst, wenn die Sekundärfalten des Ektoderms auftreten, als deren „Aufhängebänder" sie funktionieren, wie wir im Genaueren oben sahen.

Kurz bevor die erste ventrale Sekundärfalte sich einstülpt, treten in dem noch immer unsegmentierten und massiven Mesoblast die Hauptmuskeln des Anneliden auf, welche durch die vier longitudinalen Stränge repräsentiert werden. Ihre ersten Fasern entstehen median von den Suspensoren und diesen parallel ebenfalls an der vorderen seitlichen Kante des ventralen Mesoblast, in dessen peripherstem Zellen, welche eine nach der andern (von der Kante zur Medianlinie) den embryonalen Charakter verlieren und zu Myoblasten werden. Auf Querschnitten erscheinen die kontraktilen Fasern zuerst als ganz niedere, dann als immer höhere leistenartige Vorsprünge der Zellen, deren jede schliesslich 5—7—10 verschieden hohe und lange solche Bänder produziert (Taf. IV, Fig. 2). Die Produkte der auf einander folgenden Zellen verschmelzen mit einander zu einem einheitlichen sehr starken Muskel.

Die ganz analoge Bildung der dorsalen Längsmuskulatur hinkt wiederum nach, der einzige wesentliche Unterschied wurde schon erwähnt, nämlich die gesonderte Vereinigung der Bauchmuskeln mit den beiden Mu. laterales und die gemeinsame Vereinigung der Rückenmuskeln mit dem unpaaren Mu. dorsalis.

Die 2. Periode

der Mesoblastbildung fällt ungefähr mit dem Auftreten der ersten ventralen Sekundärfalte zusammen und ist charakterisiert durch die kräftige Entwicklung der Längsmuskeln, das Auftreten der Dorsoventralmuskeln und Transversalmuskeln.

Etwa gleichzeitig mit den Rückenmuskeln sehen wir an der Aussenfläche des lateralen Mesoblast die zarten, parallelen Fasern der dorsoventralen Muskulatur auftreten, welche bald die ganze Seitenfalte bedeckt, und auch deren kurzem Aussenblatt nicht fehlt.

Diese Muskeln sollen wohl vor allem für Festigung der seitlichen Verbindungsstücke der Bauch- und Rückenfalten sorgen, sie sind es auch, welche diese zarten Gewebe so ungemein elastisch machen. Später (bei der Metamorphose) ist ihre Aufgabe, Bauch- und Rückenteile aneinander zu ziehen, wobei sie (besonders an der Basis des Rumpfkegels) ungemein stark verkürzt werden.

Gleichzeitig sehen wir die Längsmuskelfasern sich weiterbilden, die Lamellen werden höher, stehen dichter beisammen und bedecken die ganze dorsale und ventrale Fläche des Mesoblast, ausserdem vollzieht sich jetzt eine deutliche histologische Sonderung der Längsmuskelzellen von den visceralen Zellen; die grossen Muskelzellen erscheinen auf dem Querschnitt kegelförmig, mit der Spitze nach innen gerichtet; auf diesen Spitzen liegen die spindelförmigen Visceralzellen mit ihren dunkler sich färbenden, länglichen Kernen quer auf. (Taf. IX, Fig. 1C.)

Ehe aber zwischen beiden die sekundäre Leibeshöhle deutlich wird, bilden sich innerhalb der visceralen Zellen Muskelfasern aus, welche von der ventralen Medianlinie schräg nach der Seite verlaufen, die Mu. transversales des Annelids. (Taf. IX, Fig. 2B, 3A.) Sie bilden, wie es auch für die mediterranen Polygordien beschrieben ist, keine kontinuierliche Schicht, sondern treten in regelmässigen Zwischenräumen auf. Sie fehlen der Dorsalseite.

Etwa gleichzeitig mit den Transversalmuskeln, aber in ihrem Auftreten resp. Deutlichwerden ziemlich variabel, kommen die dorsalen und ventralen Mesenterien zur Ausbildung. Dieselben scheinen jedoch ursprünglich mesenchymatischen Ursprungs zu sein; schon vor jeder Gliederung des Mesoblasts sehen wir nämlich zwischen Darm und ventralem resp. dorsalem Ektoderm (und Mesoblast) typische Mesenchymzellen sich ausspannen, wie wir sie oben kennen gelernt haben (Vergl. Fig. 12, Taf. I und Taf. VI, 2a, VIII, 2A, IX, 1E.) Zuerst dorsal sehen wir dann einen Längsstrang mesenchymatischer Fasern an der Medianlinie hinziehen, derselbe hat zunächst rundlichen Durchmesser, seine Fasern schwärzen sich mit Eisenhämatein. Ventral sind diese Elemente, da zwischen der dicken Ventralfalte und dem Darm, den diese mit den nervösen Längssträngen beinahe berührt, kaum Platz vorhanden ist, weniger auffällig und den Nervenbahnen meistens dicht angepresst. Das ventrale Mesenterium entsteht dann gleichzeitig mit horizontalen und vertikalen Stützplatten, innerhalb des Bauchstranges, die wir als Neuroglia bezeichnen können.

Bald darauf (2. Abschnitt der 2. Periode) erfolgt endlich das Auseinanderweichen

der visceralen und somatischen Mesoblastflächen: zunächst ventral, wo die Transversalmuskeln mit ihren Matrixzellen schon vor dem Entstehen des Cölom sich differenziert haben, dann dorsal, wo ebenso die histologische Sonderung der räumlichen vorausging. Seitlich aber bleibt der Mesoblast noch ziemlich lange massiv. Da inzwischen auch die dorsalen und ventralen Mesenterien fertig gestellt sind, so haben wir also jetzt das Cölom in der merkwürdigen Form von vier unsegmentierten (gefalteten) Schläuchen vor uns.

Die 3. Periode,

welche etwa mit der Bildung der 2.—3. ventralen Sekundärfalte beginnen möge, wird durch die Entwicklung des lateralen Mesoblasts bezeichnet. Die Anlage der Annelidorganisation wird dadurch im wesentlichen vollendet. Die Entfaltung der seitlichen Mesoblast geht sehr rasch vor sich.

Lange Zeit erschien derselbe als eine einfache Zellschicht, dann nach starker mitotischer Vermehrung als eine Zellplatte, deren Durchmesser mehrere (2—3) Zellen (resp. Kerne, Zellgrenzen sind noch nicht nachweisbar) nebeneinander gekeilt zeigte. (Taf. VIII, Fig. 2Ca.) Jetzt tritt von oben anfangend eine bestimmte Gruppierung dieser Zellen derart ein, dass wir eine innere und äussere (die Mu. dorsoventral. ausbildende) Zellplatte resp. Kernreihe vor uns haben, zwischen denen in kurzen Zwischenräumen einzelne Kerne auftreten. Nun ist der Zeitpunkt gekommen, wo gleichzeitig laterale Splanchnopleura, Somiten, Dissepimente, Cölom in Erscheinung treten, dadurch nämlich, dass bei fortschreitender Streckung der Rumpfanlage diese bereits angelegten Teile hier auseinanderrücken. (Frontalschnitt Taf. VI, Fig. 1Ea.) Das Plasma aller Zellen dieser Seitenorgane erscheint schleierartig dünn, viel dünner als der Durchmesser eines Kernes. Dabei sind diese Kerne selbst schon dorsoventral in die Länge gezogen und vielfach auch noch in Querdurchmesser der Rumpfanlage abgeplattet.

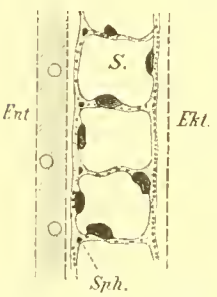


Fig. 20. Frontalschnitt durch eine Reihe seitlicher Somiten.

Sehr bald nach ihrer Entstehung zeigen nun diese zarten Membranen eine Menge feinsterFasern, die sich durch Schwärzung mit Eisenhämatein als kontraktile Elemente dokumentieren (Taf. VIII, Fig. 1Da). Die ebenfalls zunächst nur durch dieses treffliche Hilfsmittel nachweisbaren Mu. dorsoventrales der jetzigen Somatopleura sahen wir schon entstehen, als der Seitenmesoblast noch embryonales Aussehen zeigte. Nunmehr entstehen gleichzeitig Fasern in den Dissepimenten und in der Splanchopleura, letztere wollen wir als Mu. intestinales bezeichnen, von ersteren (Mu. diss.) müssen wir einen, den nahe der visceralen Basis jedes Dissepiments verlaufenden späteren Sphinkter intersegmentalis herausgreifen. Dieser überwiegt an Durchmesser und Tinktionskraft von Anfang an alle übrigen hier auftretenden Muskelfasern.

So zeigt also der quadratische Frontalschnitt eines solchen etgentümlichen Somiten diesen reichlich mit kontraktilen Fasern ausgerüstet, bei einer mittelalten Larve (mit ca. 3—4 Sekundärfalten) sehen wir in der Aussenwand 12—17 (Mu. dorsoventr.), in der Innenwand 5—7 (Mu. intestin.) und in der oberen und unteren Wand, einen stärkeren (Mu. sphinct.) und 5—6 schwächere Fasern (Mu. dissep.) quer getroffen. Dabei zeigen die Seitenwände keinen, einen oder höchstens zwei Kerne, die Dissepimentwände spärlich verstreut hin und wieder einen Kern. Nahe dem After sind die Kerne etwas häufiger zu treffen, weil die Seitenteile der

Kästchen kürzer werden, letztere werden kleiner und enger und gehen schliesslich in embryonales Gewebe von viel grösserem Querdurchmesser, nämlich in die Adanalpolster, über. (Taf. VIII, Fig. 1E.)

Betrachten wir aber einen fertig angelegten Somiten des oberen Rumpfabschnittes genauer. Wenn wir ihn von oben ins Auge fassen (auf Querschnitten), so finden wir einen langen dünnen Schlauch, der vorn und hinten sich erheblich erweitert, indem hier ja somatisches Blatt (Mu. longitud.) und viscerales viel weiter von einander entfernt sind. (S. Textfig. 21.) Diese Dorsal- und Ventralkammern je eines Somiten liegen aber sehr selten mit seinem schlauchförmigen Seitenstück in einer Ebene, sondern höher oder tiefer, je nach der Stelle, die das zugehörige Stück der Bauch- und Rückenwand in den Falten einnimmt.

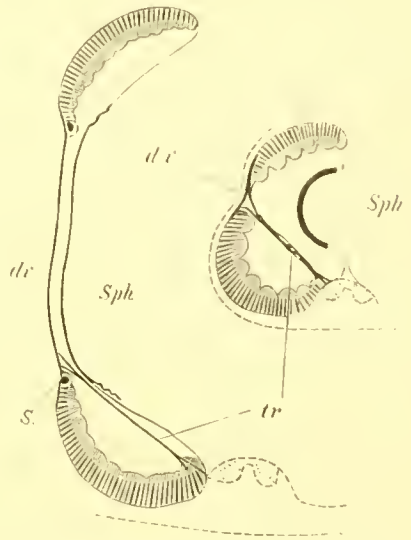


Fig. 21. Schema eines Somiten (quergeschnitten) vor und nach der Metamorphose. S. mu. suspensor, dv. mu. dorsoventr., tr. mu. transvers. Sph. mu. sphinct. intersegm.

Darüber bekommen wir besseren Aufschluss, wenn wir die Somiten von der Seite (auf Sagittalschnitten) betrachten. Die seitlichen Teile liegen, entsprechend den „Seitenzonen" des Ektoderms, als gleichartige schmale Streifen regelmässig übereinander, das ventrale und dorsale Stück dagegen hat sehr verschiedene Gestalt und Länge. Gehört das zugehörige Stück des Longitudinalmuskels einer Hohlfalte an, so endigt der Somit an deren Kuppe mit einer kurzen Erweiterung, liegt es dagegen in einer Vollfalte, welche etwa die Bauchwand von zehn Somiten enthält, so erscheinen (cf. Schema Fig. 22) die horizontalen Wände des Somits zunächst dicht aneinander gelegt, um mit den übrigen zehn Dissepimenten in das Lumen der Falte hineingelangen zu können, innerhalb welcher dann alle divergierend nach den zugehörigen Bezirken der Leibeswand ausstrahlen. Ein seitlicher Sagittalschnitt durch eine reife Falte bietet, wie man sich denken kann, ausserordentlich komplizierte Verhältnisse dar, da auch die Transversalmuskeln, Suspensoren, Longitudinalmuskeln, Dorsoventralmuskelansätze, Nephridienanlagen etc. etc. in Betracht kommen. Wir wollen uns indessen, um uns nicht in unendliche Detail-Beschreibungen zu verlieren, mit dem Gesagten begnügen.

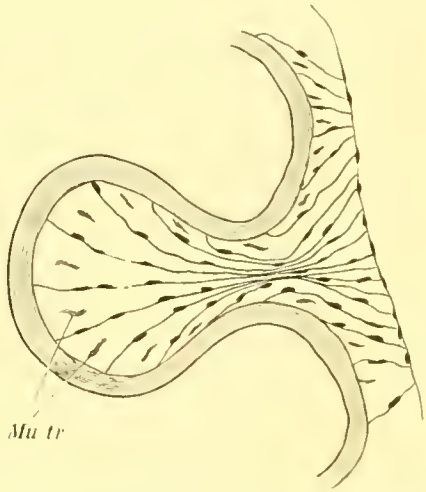


Fig. 22. Sagittalschnitt (schematisiert) durch eine reife „Vollfalte" und die benachbarten „Hohlfalten".

Die letztgenannten Nephridienanlagen finden sich als kleine Zellwüste am seitlichen somatischen Blatt dort, wo dieses an den seitlichen Rand des ventralen Längsmuskelstranges anstösst. Die Ausbildung der Nephridien findet erst statt, wenn der Wurm bereits sein Leben im Sande aufgenommen hat, geraume Zeit nach der Metamorphose.

Ebenso wird die Ausbildung der Blutgefässe während des Larvenlebens nur begonnen: schon ziemlich früh sieht man einen Spaltraum zwischen den Längsfasern des dorsalen Mesenteriums, später eine entsprechende, aber kleinere Spalte im ventralen Mesenterium auftreten,

während die Seitengefässe, von denen jedem Segment eines zukommt, überhaupt erst während der Metamorphose sichtbar werden. (Taf. XI, Fig. 10a.)

Es erübrigen noch zwei Bemerkungen. Für die Ausbildung der Muskulatur unseres Wurmes ist charakteristisch, dass dieselbe in drei Gruppen erfolgt; die erste Gruppe umfasst die Reihe: Retractor (bezw. Levator) — Suspensor — Mu. longitudinal., als zweite könnte man die Mu. dorsoventral. und transversal. zusammenfassen, während die dritte Gruppe durch die Mu. intestin., dissepiment., Sphinct. intersegment. gebildet wird.

Ferner ist die Beteiligung des Mesenchyms, und zwar, wie es scheint, des echten larvalen Mesenchyms, am Ausbau der Rumpfanlage zu erwähnen. Aus diesem gehen, ganz oder zum Teil, hervor der Sphincter ani, die dorsalen und ventralen Mesenterien mitsamt ihren Blutgefässen, endlich die Stützsubstanz des Bauchstranges, die im Zusammenhang mit dem ventralen Mesenterium zu entstehen scheint. Ob das Mesenchym sich auch an der Bildung der Dissepimente, sowie der Sphinct. intersegment., Mu. intest., transversal. beteiligt, erscheint höchst unwahrscheinlich, wie schon ein Blick auf Frontalschnitte der seitlichen Somiten (Taf. VIII, Fig. 1 D. a') lehrt. Natürlich sind für das Studium dieser Verhältnisse unsere Larven mit ihren gefalteten, gedehnten, zusammengedrückten Rumpfteilen sehr ungünstig, wir werden darauf bei Besprechung der Mittelmeerlarven zurückzukommen haben, bei welchen E. Meyer (l. c.) bekanntlich in weitem Umfange die Beteiligung eines diffus (resp. an mehreren Stellen) aus dem Ektoderm entstehenden Mesenchyms an der Muskelbildung annimmt.

Die Wurmkeime: II. Kopf-Anlage.

Unser Wurm besitzt einen wohlausgeprägten Kopf, der dem Rumpf als ein schlanker Zapfen aufsitzt, meistens nicht in gerader Verlängerung der Rumpfachse, sondern etwas schräg nach oben gerichtet. Dabei ist er vom Rumpf durch eine mehr oder weniger scharfe Furche abgesetzt, in welcher seitlich und hinten die beiden Flimmergruben auffallen, während an ihrer Bildung vorn die „Oberlippe" des Mundes teilnimmt. Nach vorn setzt sich dieser „Kopfzapfen" in die bekannten bei unsern Nordsee-Spezies mächtigen (bei Pol. neapolitanus kleineren und bei der neuen Adria-Spezies ganz kleinern und dicht gestellten) Tentakeln fort.*)

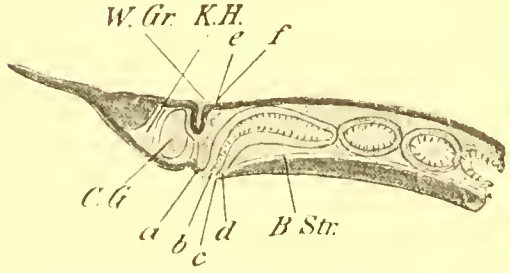


Fig. 23. Kopfende eines Wurmes. C. G. Cerebralgangl. W. Gr. Wimpergrube. B. Str. Bauchstrang. K. H. Kopfhöhle. b c Mund.

Auch im Innern ist der Kopf scharf vom Rumpf gesondert durch eine Zellschicht, welche das Gehirn und die (rostrad) davor liegende Kopfhöhle vom Cölom des ersten oder Mundsegmentes trennt.

Es folgt nämlich auf dieses Prostomium, das wir wohl auch weiterhin einfach als „Kopf" bezeichnen können, ein besonders ausgebildetes Segment, das von den folgenden Rumpfsegmenten sich u. a. durch seine Länge, die besondere Ausbildung von Blutgefässen und Schlundmuskeln und natürlich dadurch unterscheidet, dass es den Mund umschliesst, im übrigen aber

*) Auf die Anatomie der verschiedenen Polygordius-Spezies gehe ich hier nicht weiter als notwendig ein, da eine Arbeit darüber für die Berichte der Helgoländer Biologischen Anstalt in Vorbereitung ist.

in Bau und Entstehungsweise sich durchaus an die anderen Rumpfsegmente anschliesst. Es „umschliesst" eigentlich den Mund nicht, sondern umgreift ihn mit seinem ventralen Vorderrande, ebenso wie der Kopf mit seinem ventralen Hinterrande den Mund von vorn umgreift.

Kopfrand, Mund und Rumpfrand sind hier deshalb scharf zu unterscheiden, weil alle drei Komponenten selbständig und räumlich weit getrennt entstehen, ersterer aus dem Kopfkeim der Scheitelplatte, der Mund aus den Stomodäumtaschen, der letztere als weit analwärts zurückgeschlagener Rand des ventralen Aussenblattes der Rumpfanlage. Alles was zwischen diesen Teilen liegt, also Epiphären- und Hypophärenepithel mit samt den Trochen wird bei der Metamorphose ausgeschaltet*) (s. nebenstehende Figur und vergl. Fig. 24, pag. 65).

Bei der reifen Larve ist die „Scheitelplatte" der Wurmkopf, ebenso wie der vorderste Abschnitt der ersten Rumpffalte alle Zellen und Fasern des Mundsegmentes (excl. Schlund) enthält. Ein bedeutender Unterschied springt sofort ins Auge: das Mundsegment tritt uns bei der reifen Larve als ein weiter Ring von annähernd dem Durchmesser des Larvenäquators entgegen, dessen Seitenteile vor allem ungeheuer gedehnt sind, und der seine später inneren Teile nach aussen kehrt; der Kopf dagegen ist fast ganz fertig, nur die Tentakel sind noch nicht ganz ausgestülpt, die Wimpergruben noch nicht ganz eingezogen, das Ganze noch breit der Episphärenkuppel aufsitzend.

Schon daraus erhellt, dass wir hier viel einfachere Verhältnisse antreffen werden, als bei Betrachtung der Rumpfanlage.

Wir haben die Scheitelplatte einer jungen Trochophora bereits bei Schilderung der Larvenhistologie kennen gelernt, weil sie einmal das Zentrum auch des larvalen Nervensystems enthält, andrerseits als Trägerin larvaler Organe, wie der Augen, nicht von der Betrachtung der Trochophora gelöst werden konnte.

Diese junge Scheitelplatte, bei der wir unter einer dicken Lage undifferenzierter Ektodermzellen Ganglienzellen mit der „Basalfasermasse" antrafen, ist also nicht nur ein Trochophoraorgan, sondern enthält ausser diesem, dem „Scheitelorgan", noch die embryonale Anlage des Wurm-Prostomiums. Das „Scheitelorgan" und seine Entstehung werden wir bei den Mittelmeerlarven kennen lernen und dort auch das erste Auftreten der Kopfkeime betrachten, während auch die jüngste pelagische Nordseelarve schon keine völlige Trennung beider Organe mehr gestattet. Nur ein in der Mitte der Scheitelplatte gelegener unpaarer Keil von Fasersubstanz und Ganglienzellen stellt noch das ursprüngliche Zentrum der 8 Radiärnerven der Trochophora dar, während die darübergelegenen Zellen, die bei der verwandten Larve einen ausserordentlich langen Wimperschopf tragen, hier schon verschwunden sind. Bei der Mittelmeerlarve werden sie von den wachsenden Anlagen der Fühler zusammengedrängt und schliesslich überwachsen, nach innen gedrängt, wobei die Geisseln abfallen und die Geisselzellen resorbiert werden. Sicherlich ist es bei den Nordseelarven ebenso, wobei unwesentlich ist, ob die Wimperorgan-Zellen resorbiert oder (mit den Geisseln) abgestossen werden. Wir werden bei dem Abwerfen der Wimperreifen bei beiden Larventypen sehen, dass Trochzellen nicht selten ganz

*) Die theoretische Seite dieser Vorgänge wird später erörtert werden. Hier sei nur zur Orientierung darauf hingewiesen, dass der Polygordius-„Kopf" Hatschecks und Fraiponts als Umbildungsprodukt des gesamten Trochophora-Körpers aufgefasst wird, wobei das Prostomium der Episphäre, das „Metastomium", unser Mundsegment, der Hyposphäre entspricht. Bei den Capitelliden entsteht das Prostomium aus dem prätrochalen Abschnitt der Larve (Episphäre), während der Mund von Eisig (l. c.) als Gebilde des Soma bezeichnet wird.

oder zum Teil in das Innere des Wurms gelangen können, um dort mit dem stets eingeschlossenen Troch-Ringmuskel, einzelnen Drüsen- und Epithelzellen etc. der Auflösung zu unterliegen.

Bei der jungen Scheitelplatte ist die Organisation des Wurmkopfes noch kaum angedeutet, nur eine mehr oder weniger deutlich sternförmige Stellung von Kernen in den beiden Hälften des dorsalen Platten-Abschnitts weist auf die hier entstehenden Tentakelanlagen hin. (Taf. X, Fig. 6.)

Diese Tentakelanlagen sondern sich dann rasch als zwei rundliche Wülste dicht zusammengedrängter Zellen von der übrigen Scheitelplatte, und schon ehe im Rumpf die erste Sekundärfalte erscheint, sehen wir in jeder dieser dunklen Massen inmitten einen Zellpfropf oder -keil auftreten, der sich von den umliegenden Zellen immer schärfer loslöst und nur am unteren Ende mit ihnen in Verbindung bleibt. Auch an der Aussenfläche kommt die Trennung zum Ausdruck, sodass ein kurzes Rohr mit kreisrunder Öffnung entsteht, aus welcher alsbald die Spitze des Zapfens heraus sieht, der am Boden des Rohres wurzelt. (Taf. X, Fig. 8). An der Basis der ganzen Anlage inseriert von vornherein der „Retractor" der Scheitelplatte, welche also bei seiner Kontraktion zunächst die Tentakelanlagen zipfelförmig nach unten auszieht. (Taf. X, Fig. 9.)

Die Oberfläche der Scheitelplatte wird schliesslich zu beträchtlichem Teil von den Tentakelanlagen eingenommen, ebenso wie beim Wurmkopf die breite Basis der beiden Fühler den grössten Teil der vorderen („Stirn-") Wand ausmacht. Nur zwischen beiden bleibt ein schmaler, vorn und hinten erweiterter Streif frei, der aus einer einfachen Schicht von Zellen besteht, die erst spät von den tieferliegenden Teilen der Scheitelplatte sich scharf absetzt. In der vorderen Erweiterung dieses „Stirnfeldes" haben wir die Stelle des früheren Scheitelorganes vor uns, welche bei jungen Larven häufig grubenförmig eingezogen erscheint und unter welcher sich noch lange der erwähnte unpaare Pfropf nervöser Substanz nachweisen lässt.

Die übrigen (vorderen, hinteren, seitlichen) Kopfwände, die also nach der herkömmlichen Anschauungsweise aus dem Larvenepithel entstehen sollen, sondern sich gleichzeitig mit dem Stirnfeld erst ziemlich spät, (bei Larven mit ca. 6 Sekundärfalten), von den centralen Teilen der Scheitelplatte, also dem Oberschlundganglion, ab. Sie erscheinen als einfache Schicht dicht gedrängter kleinkerniger Zellen, in welcher seitlich die Augen liegen bleiben, während die „Gelben Körper" nun ins Innere zu liegen kommen.

Diese Augen erleiden während der Entwickelung der Larve keine besonderen Veränderungen, nur sehen wir oft bei älteren Larven auch den „N. opticus" von ihrem roten Pigment umkleidet; jedoch ihre Stellung wird mit der Differenzierung der Kopfhaut so verändert, dass sie bei reifen Larven meist nicht mehr seitlich nach oben, wie früher, sondern nach unten ihre Öffnung kehren, also in die Larve hineinschauen. Schon jetzt ist also ihre Laufbahn offenbar beendigt, und nach der Metamorphose verschwinden sie ganz.

Die einfachen Augen unserer Trochophora haben deshalb ein besonderes Interesse entwicklungsgeschichtlicher Art, weil sie zwar nur während des Larvenlebens funktionieren, aber doch von vornherein nicht in larvalem, sondern in embryonalem Wurmgewebe liegen. Ja wir werden Stadien der Mittelmeerlarve kennen lernen, wo die „Augenanlagen", welche asymmetrisch mitten auf der Episphäre entstehen und später zum „Wimperorgan" des Scheitelpols aufrücken, mit „Kopfkeimen" identisch sind.

Es giebt Polygordiusarten, welche stets Augen tragen und auch bei unseren Species

wird die Beschränkung ihrer Ausbildung auf die Larvenperiode sekundär infolge des Sandlebens der Würmer entstanden sein.

Andrerseits entstehen während des Larvenlebens die späteren Wimpergruben des Wurmes, die wir ja auch bei zahlreichen anderen Anneliden ausgebildet finden und gewohnt sind, als „Geruchsorgane" anzusprechen. Sie entstehen als zwei längliche Zellwülste am hintenseitlichen Rande der Scheitelplatte. Später treten an der Aussenfläche starre Wimpern auf, während gleichzeitig die Zellen und Kerne sich nach innen verlängern und dicht parallel neben einander, senkrecht zur Oberfläche einstellen. Jede der beiden Anlagen erscheint schliesslich muldenförmig eingezogen, die Gestalt tieferer Gruben gewinnen sie jedoch erst mit der Metamorphose.

Der wichtigste Teil der Kopfanlage ist natürlich das Oberschlundganglion, das im ventralen Abschnitt der Scheitelplatte zur Ausbildung kommt, während der dorsale Teil von den Anlagen der Tentakeln und der Wimpergruben ausgefüllt wird.

Den unpaaren Vorläufer dieses Organs, resp. seine Reste haben wir bereits erwähnt, da die gesamte Kopfbildung an dieses „Scheitelorgan" sich anschliesst. Während die grubenartige Vertiefung im Stirnfeld, welche den Ort der verschwundenen Geisselzellen bezeichnet, schon früh verstreicht, bleibt der mediane Pfropf nervöser Substanz darunter noch ziemlich lange deutlich.

Das eigentliche Cerebral-Ganglion zeigt von Anfang an deutlich bilateralen Bau, es besteht zunächst aus einem Polster grosskerniger Ganglienzellen, das jederseits eine Anschwellung aufweist. Unter diesem Polster ziehen sich quere Nervenfasern hin, die zunächst nur im vorderen Drittel der Scheitelplatte, nämlich gerade zwischen den Eintrittsstellen der Seitennerven verlaufen. (Vergl. Fig. 6a Taf. X und Fig. 13 Taf. I.)

Die übrigen 6 Radiärnerven scheinen von Anfang an an der Bildung des Cerebralganglion und seinen Basalfasern keinen Anteil zu haben, sondern in dem erwähnten zentralen Pfropf zusammen zu laufen. Leider ist es nicht möglich, zwischen den dichtgedrängten Zellen der Scheitelplatte diese äusserst zarten Fasern mit absoluter Sicherheit zu verfolgen.

Das Cerebralganglion behält nun nicht diesen einfachen Bau, sondern von ihm trennen sich die Ganglien der Tentakeln und die der Wimpergruben los, die aber bis zur Metamorphose den Hauptganglien dicht angelagert bleiben und erst mit der dann erfolgenden plötzlichen Streckung des Kopfes von ihnen abrücken.

Ebenso wenig behält die Basalfasermasse ihren einfachen Bau, es differenzieren sich starke Faserzüge, die zur Tentakelbasis ziehen, ferner solche, die die Wimpergruben innervieren und oft lassen sich auch einige Fasern erkennen, die das Auge versorgen und, wie bereits erwähnt, häufig vom Augenpigment selbst umkleidet sind. (Taf. X Fig. 8a.) Ferner kann man bei älteren Scheitelplatten Fasern unterscheiden, welche an der Innenseite der Tentakelwurzeln dorsalwärts zur eben differenzierten Kopfhaut ziehen, endlich erkennt man auch innerhalb der stark vermehrten Basalfasermasse älterer Larven ein ganzes System von quer, längs und aufwärts ziehenden Fasern, deren Bedeutung im einzelnen sich noch nicht klar stellen lässt. (Taf. X, Fig. 11a.)

Die Basis der Scheitelplatte, also die Abgrenzung gegen das Blastocöl, wird von einer einfachen Schicht dünner Zellen gebildet, deren Abstammung, ob ektodermalen, ob mesenchymatischer Natur, mir noch zweifelhaft ist. Sie erleiden keine weiteren Veränderungen.

Ebenso bleiben die als „Gelbe Körper" bezeichneten einzelligen Drüsen der Scheitelplatte ziemlich unverändert, sie liegen anfänglich zwischen den gleichartigen Zellen des Ektodermpolsters, rücken dann, wenn aus diesem die Kopfhaut differenziert wurde, an deren Innenfläche, wo sie mit den Ganglienzellen in Berührung kommen, auch nicht selten zwischen diese eingebettet werden. Gegen Ende des Larvenlebens sieht man nicht selten weitere solche Drüsen innerhalb der Ganglien neu auftreten, ihre Herkunft ist dunkel, wahrscheinlich entstehen sie durch Umbildung aus dem embryonalen Ektoderm.

Endlich ist die Kopfhöhle zu erwähnen, welche in Form von Spalträumen zwischen Tentakelanlagen, Ganglien und Kopfhaut erst bei älteren Larven in der bis dahin ganz soliden Scheitelplatte auftritt. In diesen Spalträumen (Taf. X, Fig. 8, 9, 11) fallen kleinkernige Zellen von verschiedener Form auf, welche später die Auskleidung der Kopfhöhle liefern, wenn diese bei dem Auseinanderrücken der Kopfteile während der Metamorphose als ein beträchtlicher Hohlraum entsteht. (cf. unten.) Ferner bemerkt man Fasern von durchaus mesenchymatischem Habitus, welche zumal in der Medianlinie zwischen den Tentakelanlagen sich hinziehen und die dorsale Kopfwand mit dem Cerebralganglion verbinden. (Taf. X, Fig. 11.*) Die Herkunft dieser Zellen liess sich nicht nachweisen, es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sie vom Blastocöl her als echtes Mesenchym einwandern, resp. von der (mesenchymatischen?) Zellschicht an der Basis der Scheitelplatte abstammen, ebenso gut können wir es aber mit umgebildeten Embryonalzellen der Ektodermplatte selbst zu thun haben. Man kann in dem dichtgedrängten Gewebe nicht bestimmen, ob einzelne Zellen im Begriff sind, aus dem Ektodermpolster der Haut- oder Tentakelanlagen auszuwandern, oder ob sie sich an dieselben eng angelegt haben.

B Die aus dem larvalen Gewebeverband zu den Wurmkeimen hinzutretenden Organe.

Soweit wir bisher die Entstehung des Annelids aus der Polygordius-Trochophora betrachteten, handelte es sich um den Ausbau zweier Embryonalkeime, welche, ohne irgend Anteil an den Lebensfunktionen der Larve zu nehmen, einerseits den Kopf, andrerseits den Rumpf des Wurmes als Neubildungen hervorbrachten.

Es handelt sich aber nun doch nicht etwa um 2 Descendenten der Trochophora oder um 2 Teile eines Abkömmlings, welche, auf ungeschlechtlichem Wege entstanden, aus sich heraus den Wurm fertig stellen und dann die „mütterliche" Hülle verlassen, sondern die Trochophora giebt, ausser den embryonalen Anlage-Zellen der betr. Ektoderm- und Mesoblastkeime, auch aus ihrem eigenen Gewebeverband weiteres Material zum Aufbau des Anneliden her.

Erstens nämlich liefert sie die 5 Verbindungsstränge, die den Kontakt zwischen Kopf- und Rumpfkeim auch im Larvenleben herstellen müssen, und zweitens wird der larvale Darm, wenn auch nach merkwürdig gründlicher Erneuerung und Veränderung seiner drei Teile in den Wurmorganismus übernommen.

1. Die Verbindungsstränge.

a. Nervi laterales. Wie wir oben gesehen haben, besitzt die junge Larve 8 unverzweigte Radiärnerven und zwischen diesen einen diffusen Ganglienzellen-Plexus zur Inner-

vierung der Hautzellen. Ebenso ist schon angegeben worden, wie nur das zweite Paar dieser Radiärnerven (von vorn gerechnet) sich kräftig entwickelt und die Verbindung zwischen der Basalfasermasse der Scheitelplatte und der Querkommissur des ersten Bauchganglions (Unterschlundga.) herstellt, während der Verlauf der anderen 6 Radiärnerven sich auf die Episphäre beschränkt.

b. Mu. laterales, Mu. dorsalis. Auch das sahen wir bereits, dass an der proximalen Fläche der N. laterales sich nachträglich Muskelfasern bilden, wie sie ausserdem massenhaft unter dem Epithel der Hemisphären liegen. Die Muskelfasern wachsen nicht von den ventralen Longitudinalmuskeln, mit denen sie in Verbindung treten, aus, sondern werden an Ort und Stelle gebildet, ebenso wie jene anderen subepithelialen Muskeln aus Mesenchymzellen, die der Innenwand der Larvenblase anliegen.

Den Mu. dorsalis, später die unpaare Verbindung der beiden dorsalen Längsmuskeln des Rumpfes mit der Scheitelplatte (Kopf), fanden wir schon im hinteren Meridian der Trochophora vor, ehe noch der Mesoblast der Rumpfanlage den Darm überhaupt dorsal umgreift und gar hier (nach Entstehung der Levatoren und Suspensoren) zur Bildung der Longitudinalmuskeln geschritten ist.

Inwieweit diese fünf Verbindungsstränge während des Larvenlebens „funktionieren", ist schwer zu sagen. Irgend eine Thätigkeit der 3 kontraktilen Stränge vor der Metamorphose wurde nie beobachtet, würde auch durch die an ihrer Proximalfläche ausgespannte Ringmuskulatur sehr erschwert sein und zu Zerreissungen führen, ob die nervösen Verbindungen schon vor der Verwandlung wirklich leiten, ist natürlich kaum zu entscheiden. Es ist besonders auch deshalb zweifelhaft, weil sie während jenes Aktes so ausserordentlich verkürzt (zusammengeschoben) werden, dass von einem Persistieren vorher ausgebildeter Leitungswege keine Rede sein kann, sondern es den Anschein gewinnt, als ob die N. laterales nur das Fasermaterial für die Schlundkommissur zu liefern hätten.

2. Der Darmkanal.

Die Zusammensetzung und den Bau des Trochophoradarmes haben wir oben (S. 34 p.) kennen gelernt und wollen nun sehen, wie derselbe verändert und vorbereitet wird, um den so ganz anders gebauten und zu ganz anderen Leistungen bestimmten Wurmdarm zu liefern.

Gerade der letztere Umstand lässt ohne weiteres verstehen, warum auch der Darm, wenn er auch nicht einfach abgeworfen und aus einem Embryonalkeim neu aufgebaut werden kann, dennoch so tiefgreifend verändert und regeneriert wird. Während die Trochophora nur zarte, im Wasser suspendierte Lebewesen und Reste in ihren kugeligen Magen hineinstrudelt, passiert den segmental gegliederten Röhrendarm des Wurmes der Sand und Schlamm, in welchem er lebt.

Charakteristisch ist nun, dass diese Darmerneuerung in den 3 Abschnitten des Verdauungstrakts völlig verschiedenartig verläuft.

Während Mund- und Ösophagus in Analogie mit den (ebenfalls ektodermalen) Anlagen von Kopf und Rumpf einer völligen Neubildung von zwei seitlichen Keimstellen aus anheimfällt und seine alten Zellen verliert, wird das Mitteldarmepithel einerseits durch Formveränderung seiner Zellen, andererseits durch diffuse Neubildung (von den „Amöbenzellen" aus) zu seiner enormen Streckung befähigt und der „Enddarm" endlich geht mitsamt seiner

Klappe äusserlich überhaupt unverändert in den Wurm über, wenn auch seine Zellen durch diffus einwandernde Elemente ebenfalls z. T. verdrängt erscheinen.

a) Stoma und Ösophagus.

Schon am Ösophagus junger Trochophoren sehen wir nahe dem Munde das dreikantige Lumen seitlich von Zellen begrenzt, die (im Präparat) dunkleres Plasma und dunklere Kerne aufweisen, als die gewöhnlichen Ösophagus-Zellen (Taf. X, Fig. 1), ferner sehen wir, wie an der Aussenseite jener Zellen sich kleine Mesenchymzellen, wie sich auch sonst u. a. den Ösophagus umgeben, ansammeln und alsbald rege vermehren.

Da gleichzeitig die dunklen Schlundzellen sich lebhaft teilen, erhalten wir bald zwei doppelwandige Säckchen, die dem Ösophagus hier seitlich anhängen. Die Aussenschicht wird von einem immer stärker und dichter werdenden Polster kleiner Mesenchymzellen gebildet, aber auch die Innenwand wird bald mehrschichtig; die Säckchen wachsen dabei mehr und mehr aus, wobei allerdings ihre Form und ihre Stellung zum Schlunde vermöge der starken Kontraktilität dieser Teile sehr variabel ist. (Taf. X, Fig. 2—5).

Die dorsale Wand der Säckchen ist in der Regel stärker entwickelt als die ventrale, sie reicht auch alsbald mehr an die Medianebene heran (Fig. 5, Taf. X). Dorsal erfolgt auch später (Metamorphose) zuerst die Verschmelzung der neuen Gewebe, ja der Mesenchymbelag der beiden Säckchen, aus welchen später die Schlundmuskulatur hervorgeht, wächst an der dorsalen Seite des Ösophagus schon bei älteren Larven über das neue Epithel hinaus und verschmilzt in der Medianebene. (Taf. X, Fig. 4). Auch nach dem Magendarm zu wächst dieser Belag über die Säckchen hinaus bis in die Nähe der „Cardia." Ebenso zeigt das Schlundepithel bei reifen Larven weiter magenwärts dieselbe eigentümliche Differenzierung seiner seitlichen Zellen, wie wir sie soeben als erste Anlage der Säckchen bei jungen Larven kennen lernten. (Vergl. Taf. X, Fig. 5a mit Fig. 1). Ob hier neben der Verdrängung der gewöhnlichen Schlundepithelzellen durch vordringende Zellen der Säckchen auch Umbildung solcher Epithelelemente eine Rolle spielt, lässt sich schwer entscheiden. Dagegen scheint es mir erwiesen, dass Einwucherung von Zellen aus dem geschilderten Belag bei der Entstehung des Schlundepithels nicht mitwirkt.

Das letzterwähnte Stadium ist für die reifen Larven charakteristisch: die beiden Anlagen des Schlundes (incl. Stoma) bestehen aus sehr zahlreichen, sehr dicht gedrängten Zellen und hängen nur durch ihren (mesenchymatischen) Belag und nur dorsal zusammen. Es ist Sache der Metamorphose, die Epithelanlagen selbst dorsal und dann ventral zu verschmelzen und die alten Schlundteile auszuschalten.

b) Magendarm.

Hier liegen die Verhältnisse ganz anders. Während aus dem breiten Munde und dem langen Ösophagus der Trochophora das kleine Stoma und der kurze Schlund des Annelids hervorgehen soll und durch Neubildung und gewaltsame Entfernung des Alten gebildet wird, ist der kurze kuglige Magendarm bestimmt, einen langen und dünnen, ca. 30mal segmental eingeschnürten Darmschlauch zu liefern.

Wir sahen schon, dass diese Streckung nicht analog dem Ektoderm durch Faltung oder Divertikelbildung ermöglicht, sondern durch histologische Veränderung vorbereitet wird.

Dieselbe betrifft die beiden Komponenten der Magenwand, Epithelzellen und „Amöbenzellen," in durchaus verschiedener Weise.

Das Plattenepithel, das wir bereits kennen, wird ganz allmählich in ein hohes Cylinderepithel verwandelt, jede Zelle wird zu einem meist 6kantigen Prisma, wobei das Verhältnis ihrer Höhe zur Breite gegen früher ungefähr gerade umgekehrt erscheint. (Taf. XI, Fig. 3b, 3c). Eine Vermehrung dieser Zellen findet jedoch offenbar nicht statt, der Darm nimmt im metamorphose-reifen Zustand viel weniger Raum ein, als vorher. Diese Veränderung ist ja an sich nichts Überraschendes, auch ist es nicht allzu selten, dass sie schon bei ziemlich jungen Larven gefunden wird, wo sie dann (bei erneuter Füllung des Darmes) wohl wieder rückgängig gemacht werden kann.

Die „Amöbenzellen", welche, wie wir oben sahen, von aussen sich zwischen die Epithelzellen eindrängen, teilen zunächst auch deren Schicksal, indem sie lang und schmal werden (Taf. XI, Fig. 3c). Früher zeigten sie plumpe, abgerundete Fortsätze, jetzt ist ihr Plasma zu dünnen Fäden ausgezogen, die nach allen Seiten zwischen die prismaförmigen Epithelzellen eindringen und vielfach mit einander zusammenfliessen (cf. Tangentialschnitt, Taf. XI, Fig. 3a).

Alsbald aber sehen wir in diesen jetzt dunkler als als je tingierbaren Zellen etwas neues, nämlich in vielen von ihnen finden sich nicht mehr einer, sondern mehrere, ja zahlreiche Kerne dicht gedrängt vor, ohne dass zugleich eine Teilung der Zellen zu bemerken wäre (Taf. XI, Fig. 3a, 3b, 3c). Merkwürdigerweise sahen wir niemals eine Mitose in diesen Keilzellen, dagegen nicht selten Kernformen, welche auf direkte Kernzerschnürung schliesen lassen. Man wird kaum fehl gehen, wenn man in diesem Vielkernigwerden der Keilzellen eine mindestens gleichwichtige Vorbereitung zur Streckung des Darmkanals erblickt, wie in der Formänderung der Epithelzellen, schon desshalb, weil die Zahl dieser neuen kleinen Kerne schliesslich wohl stets diejenige der in nur einer regelmässigen Reihe geordneten Epithelkerne übertrifft. Bei metamorphosierten Würmern sieht man niemals mehrkernige Darmzellen, während des Vorgangs der Streckung haben auch die Keilzellen Platz gewonnen und sich nach der Zahl ihrer Kerne in Einzelzellen zerlegt. Auch ein Unterschied zwischen früheren hellen Epithelzellen und dunklen „Amöben-Zellen" lässt sich dann nicht mehr mit Sicherheit konstatieren.

Die rege Thätigkeit der Keilzellen und das mehr passive Verhalten des Epithels vor der Metamorphose legt naturgemäss die Vermutung nahe, ob nicht etwa erstere allein den Wurmdarm bildeten, die Epithelzellen aber während der Verwandlung resorbiert oder abgestossen (oder beides) würden. An einem sicheren Beweis für oder gegen diese Vermutung, der mir noch fehlt, hindert uns das Verhalten der Darmzellen während der Metamorphose.*) Diese sind, wie wir sehen werden, in der kritischen Periode so vollgepfropft mit Resorptionsprodukten (gefressene Larventeile), dass man kaum Kerne, noch schwerer Zellgrenzen u. dgl. erkennen kann.

c) Klappe und Enddarm.

Wiederum ein anderes Bild: Die charakteristische Form dieses Abschnitts des entodermalen Darmkanales mit seinem Klappenverschluss bleibt bis zum Ende des Larven-

*) Bei ganz jungen, noch atterlosen Mittelmeer-Larven bemerken wir jederseits am Darm (Ansatz der Klappe) eine grosse dunkle gelappte Zelle mit auffällig grossem Kern, von welcher alle späteren „Amöbenzellen" abzustammen scheinen. Über die Herkunft dieses Zellenpaars (das wir, falls obige Vermutung zu bejahen wäre, als Keimzellen des Wurmmitteldarms bezeichnen müssten), bin ich noch nicht genügend orientiert.

lebens ziemlich gut erhalten, nur eine geringe vertikale Streckung des Organs wird durch die einengenden Rumpffalten bewirkt. Aber auch in dem jungen Wurm finden wir nach der Metamorphose Klappe wie Enddarm im Verhältnis zu Schlund und Magen wenig verändert, sowohl der Länge, als dem Aussehen der einzelnen Zellen nach. Immer noch zeichnen diese sich durch ihren Inhalt an stark färbbaren Körnchen, Brocken und Vakuolen aus, sowie durch den Besatz mit langen kräftigen Cilien.

So scheint es also zunächst, als ginge dieser Teil des Darms im Gegensatz zu den beiden übrigen Abschnitten unverändert in die Organisation des Wurmes über. Bei näherer Betrachtung aber findet sich folgendes: 1. Der histologische Habitus des Enddarmepithels ist bei jungen und bei reifen Larven ziemlich derselbe, in der Zwischenzeit aber, bei mittelalten Larven (von 2—3 ventr. Sekundärfalten), erscheinen häufig die Cilien spärlicher und dünner, die Zellen und Kerne lockerer und heller, während die charakteristischen Körnchen stellenweise ganz verschwinden. 2. Zur selben Zeit etwa sieht man zwischen den wabigen Epithelzellen kleine, dunklere Zellen, zu Gruppen von 3—7 vereint, sich von aussen einkeilen, mit Vorliebe an den Kanten des von den Rumpffalten viereckig zusammengedrückten Enddarms (z. B Taf. IX, Fig. 2 c). Diese Zellen besitzen sehr dunkel tingierbare längliche Kerne, sie dringen nicht selten bis zum Lumen des Darmes vor. Auf einem älteren Stadium sind die keilförmigen Gruppen verschwunden und es scheint, als hätten ihre Zellen sich zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen verteilt, denn man sieht zwischen diesen hier und da dunklere Zellen liegen, vor allem treten die kleinen länglichen dunklen Kerne deutlich zwischen den kugligen blassen Epithelkernen hervor. Nunmehr wird das histologische Bild dieses Darmteils überhaupt „frischer", es erscheint wieder ein dichtes und straffes, mit Eisenalaun dunkel tingierbares Cilienkleid, Plasma und Kerne lassen schärfer ausgeprägte Struktur erkennen und massenhaft sind wieder die dunklen Niederschläge, sowie die Verdauungsvakuolen in allen Zellen vorhanden.

Wir müssen noch dahingestellt sein lassen, inwieweit jenen dunklen Keilzellen diese Renovierung zuzuschreiben ist, ob etwa auch hier die alten Enddarmzellen von den neuen ersetzt sind, ob sie etwa ganz allmählich zurückgedrängt und resorbiert werden. Auf jeden Fall spielen die Keilzellen eine Rolle bei dem Aufbau des definitiven Enddarms, nur die Klappe scheint von ihnen unberührt zu bleiben, sie geht jedoch auch später dem Wurm verloren.

Woher stammen nun diese Zellen? An der Aussenseite des Darmes, von welcher her sie sich eindrängen, finden wir ausser sehr spärlichen Mesenchymzellen (Taf. VIII, Fig. 2 A) den Mesoblast, und zwar am Enddarm besonders in Form der Adanalpolster. Mit diesen Zellen nun zeigen sich die Keilzellen auf vielen Schnitten direkt verbunden, so dass es scheint, als ob es solche Mesoblastzellen selbst wären, die sich zwischen die Enddarmzellen einkeilten. Dabei sieht man aber im adanalen Mesoblast, in den Keilzellen, sowie zwischen beiden, gar nicht selten Mitosen, sodass also die letzteren Zellen von den ersteren produziert würden. Dafür spricht auch die grosse Ähnlichkeit von Zellleib und Kern auf beiden Seiten, ferner der Umstand, dass ganz zu Ende des Larvenlebens auch die Adanalzellen mehr und mehr verschwinden.

Die Metamorphose.

Wir sahen, dass auch die völlig ausgebildete Wurmanlage von der Larvenhaut ganz umschlossen ist und von deren Cilienapparat freischwebend an der Meeresoberfläche getragen wird. Nur die Ernährungsfähigkeit der reifen Larve scheint minimal zu sein. Der Mund und Afterdarm sind in voller Umbildung und der Magen ist so sehr durch die Wurmmasse komprimiert, dass er kaum passierbar erscheint. Wie lange die Larven in diesem Zustand — der physiologisch in manchem an einen Puppenzustand erinnert — verharren, entzieht sich der Beobachtung, die Thatsache, das man ganz reife Larven relativ selten findet, deutet auf ziemlich kurze Dauer. Häufiger findet man allerdings junge Würmer im Planktonglas, diese können zum Teil sehr wohl erst während des Anlandbringens des Fanges metamorphosiert sein, da

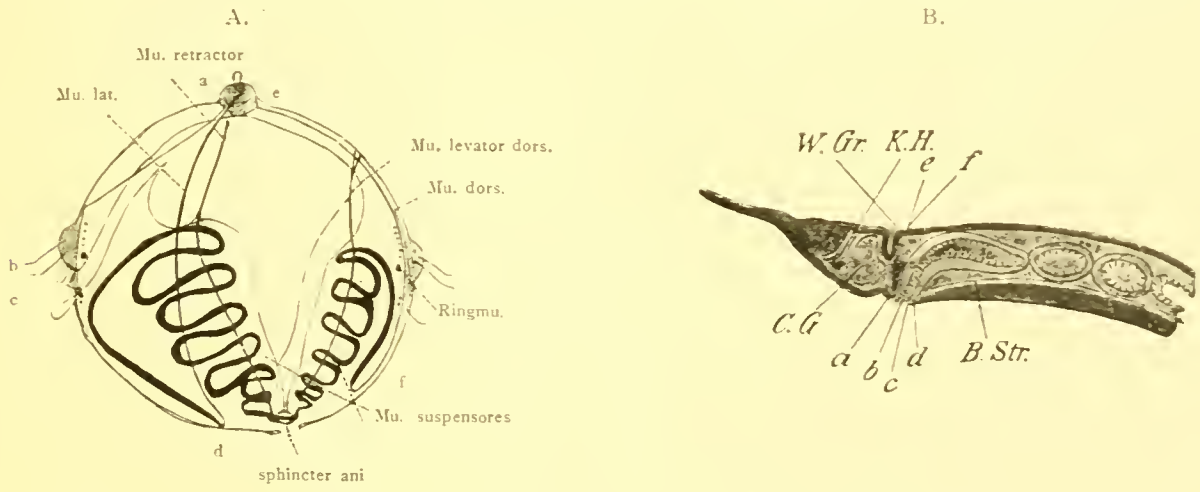


Fig. 24. Die Berührungspunkte von Kopf, Rumpf und Stoma (a—f) bei der Larve und beim Wurm.

das „Ausschlüpfen" des jungen Polygordius nur sehr kurze Zeit, wahrscheinlich im günstigsten Falle nur wenige Minuten erfordert. Je rascher die Metamorphose vor sich geht, desto besser gelingt sie, schon wenn sie über $^1/_2$ Stunde erfordert, deutet das auf nicht völlige Reife oder Frische der betreffenden Larve und disponiert stark zu allerlei Abnormitäten.

Man vergegenwärtige sich aber auch, wie schwierig und kompliziert dieser Vorgang sein muss. Die reife Larve enthält zwar, wie es scheint, alle Zellen und Fasern des Wurmes; neue Teilungen und Bildung neuer Fasern etc. werden während der Metamorphose nicht beobachtet, es wäre ja auch kaum Zeit zu Neubildungen. Aber diese Bausteine des Wurmorganismus liegen in von ihrer definitiven Anordnung ganz abweichender, provisorischer Weise verteilt und viele nahe zusammengehörige Stücke liegen weit auseinander.

Man denke nur z. B. daran, wie weit der Hinterrand des Wurmkopfes von den in vier Teilen nach dem After zu umgeschlagenen, zugehörigen Rändern des Wurmleibes, mit welchen beim Ausschlüpfen verlötet, entfernt ist (Taf. VII, 5). Oder daran, dass gleichzeitig aus dem kurzen — nicht mit der Wurmanlage aufgefalteten — Larvendarm der lange Wurmdarm wird, den auch sogleich die Dissepimente, deren eigentümliche Topographie wir oben betrachteten, intersegmental umschliessen sollen.

Den letzten Anlass zu diesem rapiden, auch durch die Actinotrocha-Metamorphose nicht erreichten Verwandlungsprozess giebt, wie es scheint, die gefaltete Längsmuskulatur, deren

grossem Druck die sie haltenden Suspensoren einmal nicht mehr gewachsen sind. Diese Aufhänge-Muskeln reissen von den Muskelfalten, an deren Aussenseiten sie anschlossen, los und nun strecken sich die Ventral- und Dorsalfalten gewaltsam, wobei sie den anus larvae zunächst ungemein dilatieren und endlich ihn, das Analfeld und die Hyposphäre überhaupt sprengen.

Gleichzeitig kontrahiert sich jederseits der Retraktor des Wurmkopfes und zieht diesen herab. Erst etwas später löst sich dieser Muskel von der Basis der ersten Ventralfalte, sodass diese sich nun ebenfalls glätten kann. Zur selben Zeit reisst der Levator und befreit die erste Rückenfalte. Die Kontraktion des einen und der Bruch des andern dieser beiden Blastocölmuskelpaare steht in engem Zusammenhange mit dem Bruch des Suspensoren, deren im Blastocöl verlaufende Fortsetzung sie bilden.

Nun erfolgt etwas Neues, einen selbständigen »II. Akt« einleitend, nämlich eine maximale Kontraktion des grossen Ringmuskels und seiner Trabanten, welche erstens ringsum im Äquator gewöhnlich ein Reissen der Larvenhaut zur Folge hat, zweitens aber jetzt endlich die wichtigen, die Larve aussen umspannenden Wurmorgane: den Rückenmuskel und die Seitenmuskeln und -Nerven, befreit. Alle drei Muskeln kontrahieren sich enorm und reissen die umgeschlagenen Aussenblätter des Bauchs und Rückens nach oben an den Kopf heran. Die seitlichen Aussenblätter werden durch das Ausschiessen der Rumpfanlage passiv nach oben umgeschlagen, die im übrigen ungefalteten Innenblätter werden dabei in dorsoventraler Richtung ungemein verkürzt und dadurch, sowie durch aktive Formveränderung ihrer bandartigen Zellen, befähigt, sich der schnellen Verlängerung des übrigen Rumpfes anzupassen. Jene zarten Membranen, welche die Seitenfalten mit der Larvenhaut verbinden und so die Seitenwände des oben geschilderten „Periproktraums" bilden, werden bei dieser Umbildung ausgeschaltet und gehen mit der Larvenhaut zu Grunde. Bei älteren Larven schmiegen sie sich dem seitlichen Innenblatt auf das engste an (cf. Taf. VIII, Fig. 1).

Indem nun die dorsalen und lateralen Ränder der Rumpfanlage mit den entsprechenden Rändern des Kopfes verwachsen, während der Ventral-Rand des Wurmkörpers mit dem neugebildeten Mund von unten verlötet und von oben der vordere Kopfrand an diesen sich anlegt, indem ferner die Seitennerven sich zu der Schlund-Kommissur verkürzen und Darm, Peritoneum, Dissepimente, Mesenterien etc. ihre definitive Form und Lage annehmen, ist die Metamorphose beendigt und der Wurm fertig, der nun die übrigen Larventeile teils auffrisst, teils abwirft, teils resorbiert.

Einige Details dieses wirklich etwas abenteuerlichen Vorganges möchten noch von Interesse sein.

Verhalten der Muskulatur.

Die mechanischen Faktoren, welche die Metamorphose bedingen, lassen sich etwa folgendermassen analysieren:

	Ursache	Wirkung	
1.	Bruch der ventralen und dorsal. Suspensoren	Glättung („Ausschiessen") der Falten (excl. der primären) zur Bildung des Wurmrumpfes.	Oft auch gleichzeitig oder 2. vor 1.
2.	Kontraktion der Retraktoren.	Annäherung d. Kopfes (Scheitelplatte) an die (prim.) Ventralfalte	

	Ursache	Wirkung	
3.	Bruch der Retraktoren und Levatoren	Glättung der Primärfalten (die Aussenblätter schlagen kopfwärts um)	Tentakeln ausgestülpt, „Scheitelplatte" zum „Kopf" gestreckt, dessen Teile auseinanderücken, dadurch Entsteh.d.„Kopfhöhle".
4.	Kontraktion der Mu. dorsoventr., intestinal. und Sphinct. intersegm.	Verlängerung des Seitenektoderms unter dorsoventraler Verkürzung	Somiten nehmen ihre definitive Form an. Der Darm wird intersegmental eingeschnürt.
5.	Kontraktion der Troch-Ringmuskeln und der Hemisphären-Muskulatur überhaupt	Befreiung der Mu. laterales und dorsalis	Hemisphären meist im Äquator vom Ringmuskel und von einander getrennt, seltener mit dem Muskel ringförmig eingezogen.
6.	Kontraktion der Mu. lateral., des Mu. dorsalis	Verlötung der Kopfränder mit Rumpfrändern und Stoma. Verkürzung der N. lat. zur Kommissur	

Dazu ist noch Folgendes zu bemerken:

ad 1. Die vier Suspensoren reissen meist gleichzeitig, was darauf hindeutet, dass dieser Vorgang nicht rein mechanisch aufzufassen ist, sondern physiologisch — etwa durch Atrophie dieser Muskeln — festgelegt sein mag. In dem nicht seltenen Falle, dass der Bruch nicht an allen vier Strängen gleichzeitig geschieht, giebt es allerlei Verkrümmungen des Wurmkörpers: nach vorn, wenn die ventralen Suspensoren länger halten, und umgekehrt. Viel seltener ist, dass die rechten und linken Suspensoren nicht gleichzeitig reissen. Unter „Reissen" ist neben dem Bruch des Muskels, der an irgend einer Stelle stattfinden kann, auch vor allem das Loslösen der Suspensorfasern von den seitlichen Rändern der Hohl- und Voll-„Taschen" zu verstehen. Da die Loslösung nicht an allen Punkten gleichzeitig erfolgt, so entsteht zeitweise einige Unordnung, die durch das Verschmelzen benachbarter Falten zu einer grösseren herbeigeführt wird.

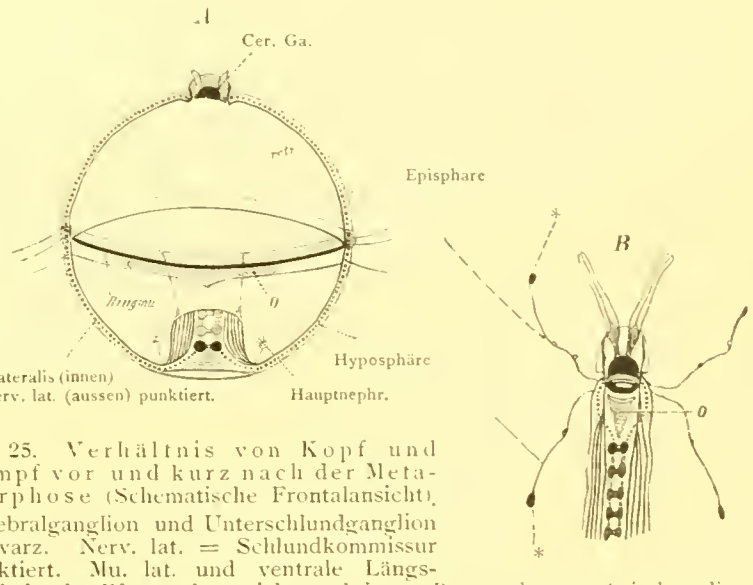


Fig. 25. Verhältnis von Kopf und Rumpf vor und kurz nach der Metamorphose (Schematische Frontalansicht). Cerebralganglion und Unterschlundganglion schwarz. Nerv. lat. = Schlundkommissur punktiert. Mu. lat. und ventrale Längsmuskeln der Wurmanlage nicht punktiert. *B* entsteht aus *A*, indem die erste Ventralfalte von *A* umschlägt und die (hinter ihr liegenden) Sekundärfalten zur Bauchfläche des Wurms ausgeglättet werden. Mu. lat. und N. lat. der Fig. *A* in *B* überkreuzt und ungemein verkürzt; der Ringmuskel liegt in *B* stark kontrahiert zwischen Cerebralgangl. und Mund (o). Episphäre und Hyposphäre im Aequator getrennt, bei * (*B*) degenerierende Wimperzellen der Troche.

ad 2. Stellenweisse wird durch maximale Kontraktion des Retraktor der Wurmkopf unter das Niveau des Ringmuskels herabgezogen, worauf sich dieser über ihm schliesst und

Seitenmuskeln und -Nerven am engen Anschluss an den Kopf hindert. Ob solche Würmer noch »in Ordnung« kommen können, konnte ich nicht entscheiden, bezweifle es aber sehr.

ad 5. Normaler Weise kommt der Ringmuskel direkt unterhalb der Kopfbasis zu liegen (Textfigur 25 B), sodass der obere Rand des jetzt ausserordentlich massiven, tiefschwarzen (Heidenhain-Behandlung) Ringes die Wimpergruben berührt. So findet man ihn auch noch bei jungen Würmern des Auftriebs.

Seine Kontraktion kann auch die ganze Metamorphose einleiten, und thut das meist, wenn die Verwandlung durch äussere Reize ausgelöst wird (z. B. im Uhrglas u. dergl.). Ist dann die Larve wirklich reif, so kann ein normaler Wurm gebildet werden, indem durch diese Kontraktion die Wurmteile aus der ganz von ihnen ausgefüllten Trochophora herausgedrückt werden — unter passivem Bruch des Suspensoren, welchem die übrigen aufgezählten Muskelveränderungen dann auf dem Fusse folgen.

Erfolgt die Einschnürung dagegen, was auch gar nicht selten ist, vor der Reife, so hat sie, da der Muskel die Eigentümlichkeit der Seiten- und Rückenmuskeln, sich nie wieder annähernd auf ihre ursprüngliche Länge ausdehnen zu können, teilt, unbedingt den Untergang der Larve zur Folge. Dieselbe bildet in diesem Zustande eine Sanduhr, in deren unteren, seltener oberen Teil die Wurmanlage liegt (Taf. VII, Fig. 2).

Die normale Kontraktion ist eine erstaunlich weitgehende, bringt sie doch den Muskelring vom Durchmesser der reifen Larve auf den des jüngsten Wurmes, wobei seine Weite etwa um das zehnfache verringert wird.

Mit den Ringmuskeln der Wimperreifen kontrahieren sich auch alsbald die übrigen Epithelmuskeln, wobei sie sich völlig von der Larvenhaut lösen. Dadurch kommt eine sehr charakteristische Bildung zustande, nämlich eine Art von geflochtenem Papierkorb, dessen Mitte der grosse Ringmuskel bildet, während die nach oben und unten weiter werdenden Geflechtringe durch die übrigen Ringfasern besonders der Troche gebildet werden. Der Vergleich wird noch dadurch verstärkt, dass senkrechte und schräge Muskelfasern diese Korbringe zusammenhalten. Innerhalb des Korbes finden sich die Reste des Retraktor und Levator, ausserhalb die Seitenmuskeln und -Nerven, sowie der Rückenmuskel. (Taf. XI, Fig. 6, 7.)

ad 6. Die Kontraktion der drei Aussenmuskeln ist ebenso auffallend als die des Ringmuskels, denn aus den langen Strängen, welche je fast den halben Vertikalumfang der Larve umfassen, wird weiter nichts als die kurzen, aber derben Stränge, welche die ventralen Längsmuskeln (getrennt) und die dorsalen (zu einem vereinigt) mit dem Kopf und zwar mit dessen seitlich ventraler und dorsomedianer Aussenschicht verbinden. Diese Kontraktion lässt sich annähernd auf im Mittel $^{14}/_{15}$ der ursprünglichen Länge ausmachend berechnen. (Man vergleiche damit, dass Vertebratenmuskeln sich in situ bis um $^1/_2$, freipräpariert um $^5/_6$ ihrer Länge verkürzen können.) Auch diese Muskeln vermögen sich, einmal kontrahiert, nicht wieder auszudehnen.

Verhalten des Nervensystems.

Die Entstehung der Kommissur: Die Nervi laterales, welche ausserhalb der Seitenmuskeln je fast einen ganzen Meridian der Larvenkugel überspannten, werden bei der Kontraktion dieser Muskeln zugleich mit ihnen von dem Larvenepithel losgerissen. Ebenso wie nun die Seitenmuskeln sich in kürzester Frist auf ca. $^1/_{15}$ ihrer Anfangslänge zu den seitlichen

Ausläufern der Bauchmuskulatur kontrahieren, wird aus den langen Seitennerven weiter nichts, als die den Schlund seitlich umgreifende Kommissur, die kurze Verbindung der beiden vorher so weit, wie in der Larve überhaupt nur möglich, getrennten Schlundganglien des Wurms.

Es ist schwer, diesen Vorgang richtig zu verstehen, denn man bekommt entschieden den Eindruck einer wirklichen Kontraktion dieser Fasern. In der That ist diese enorme Verkürzung aber doch wohl passiv zu denken, durch die aktive Verkürzung der dem Nerv angewachsenen Muskelfasern herbeigeführt. Dabei werden die Nervenfasern stark in einander geschoben, die verkürzte Kommissur erscheint verdickt, auch finden sich stellenweise nahe dem Ringmuskel, also in der Mitte der Kommissur, unregelmässige Plaques von nervöser Fasersubstanz. Es scheint, als ob aus dem Bestande der Seitennervenfasern die — neuen — Leitungs-Bahnen der Kommissur gebildet würden, sodass also zeitweise die nervöse Verbindung zwischen Annelidenrumpf und Cerebralganglion aufgehoben zu denken wäre, falls eine solche von der Metamorphose überhaupt eine Rolle gespielt hat.

Die Pseudo-Kontraktion der Seitennervenfasern kann man stellenweise Schritt für Schritt verfolgen. Schon bei beginnender Metamorphose, wenn der Kopf herab gezogen und die Episphäre dadurch in einen flachen Teller verwandelt ist, fällt auf, dass unter dem stark gefalteten Epithel und seinen vielfach geknickten Muskelfasern nicht nur die Seitenmuskeln, sondern auch die Nervi laterales glatt, ohne Knickung, wie man erwarten sollte, verlaufen. Schon hier ist immerhin die Länge dieser Fasern von der eines viertel Umfanges auf die eines Radius der Trochophorakugel reduziert.

Verhalten des Darmtraktus.

Der Darm von während der Metamorphose getöteten Tieren zeigt grosse Verschiedenheiten im histologischen Befunde und häufig auch Abnormitäten. Der Darmkanal muss sich während der Entfaltung der Rumpfanlage auf das 5—6fache seiner Länge ausdehnen, ohne doch wie Ektoderm und Mesoblast der Bauch- und Rückenseite durch Faltenbildung dazu befähigt zu sein.

Mund und Oesophagus sind in der reifen Larve schon fast fertig, nur der ventrale Schluss des Stomodäums und die Abstossung des Larvenmundes fallen in die Zeit der Metamorphose. Die Mundränder verschmelzen mit Kopf- und Rumpfrand, wie oben angegeben.

Der Mitteldarm hat die gewaltige Streckung des Verdauungstrakts allein auszuführen. Wie wir oben sahen, ist diese Streckung vorbereitet dadurch, dass einerseits das flache Epithel des Larvenmagens hochcylindrisch wird und andrerseits die Kerne in den früheren „Amöbenzellen“ stark vermehrt werden. Die Metamorphose verläuft zu rasch, als dass das Längenwachstum des Darmes auf weiterer Zellvermehrung beruhen könnte, die Zellen werden vielmehr mechanisch in die Breite gezogen und die zum Teil übereinander geteilten Zellen nebeneinander zu einem wiederum flachen Pflasterepithel ausgebreitet — ebenso wie das Verhalten von Seitenektoderm und Seitensomiten ein auffallend klares Beispiel von mechanischer Beeinflussung einer Gewebeform, wobei ich allerdings die Darmzellen nicht als totes Gummi elasicum auffassen möchte, sondern annehme, dass eine schnelle vitale Formänderung der Zellen durch den starken Zug ausgelöst wird. Der Unterschied zwischen gewöhnlichen Darmzellen und den dunklen (früheren „Amöben“-)Zellen wird bei der Metamorphose verwischt. Dagegen tritt eine besondere Komplikation dadurch auf, dass die im Enddarm schon kurz vorher angelegten Vorsprünge nun auf den ganzen Darmtraktus in Form einer ventralen Ein-

faltung ausgedehnt werden, welche das Lumen des Darmes typhlosolisartig vergrössert. Durch die gleichzeitig sich zusammen schliessenden Dissepimente mit ihren starken Sphinkteren wird dabei der Mitteldarm des Wurmes in scharfabgesetzte Segmentabschnitte zerlegt (Taf. IX, Fig. 3).

Klappe, Enddarm und Anus. Die Klappe bietet, wohl vermöge der grösseren Konsistenz ihrer zweiseitig bewimperten Zellen der Metamorphose besondere Schwierigkeit, nicht selten bleibt sie daher nebst anhängendem kurzem Enddarm zwischen den oberen Wurmfalten hängen, während die unteren schon gestreckten Wurmteile dann ohne Darm sind, da das Verlängerungsvermögen des Enddarms fast gleich Null ist. Das hohe Mitteldarmepithel findet sich bei solchen missratenen „Halbwürmern" unterhalb des Kopfes dicht zusammengedrängt vor.

Normaler Weise rückt die Pylorusklappe in den unteren, d. h. nunmehr hinteren Teil des Wurmes, ungefähr zwischen das 29. und 30. Segment desselben.

Der wie oben beschrieben, schon in der reifen Larve „restaurierte" Enddarm erleidet histologisch keine weiteren Veränderungen, ebenso wenig wie die Klappe. Auch bei jungen Würmern sind die zugehörigen Zellen an den Körnchen und der starken Bewimperung leicht zu erkennen. (Taf. IX, Fig. 3A—c.)

Der After des ausgeschlüpften Wurmes stellt eine Querspalte dar, welche auf der Spitze des Afterkegels liegt. Die Basis dieses Kegels bildet der Afterringwulst mit seinen meist 16 Klebzellenbatterien, Pigment und Sphinkter, bei Pol. appendiculatus ausserdem mit den beiden langen Analcirren. Auch der Anus selbst ist von einigen Pigmentzellen umgeben (Taf. I, Fig. 11).

Verhalten und Schicksal der speziell larvalen Gewebe.

Wenn der Ringmuskel sich kontrahiert, so werden die Hemisphären entweder sofort ringsum durch einen Riss im Bereich des Intertrochalraums getrennt oder hier zunächst ringförmig eingezogen, um sich bald darauf vom kontrahierten Ringmuskel und meistens auch von einander loszulösen.

Die Episphäre bleibt jedoch zunächst apical mit der Kopfbasis verwachsen, welche sie wie ein umgeklappter Regenschirm umgiebt (Taf. I, Fig. 9). An ihrem Rande finden sich die Wimperzellen zu kugligen Gebilden deformiert. Auch die Ganglienzellen, sowie sämtliche Epithelzellen kontrahieren sich und werden nur durch die Cuticula zusammengehalten (Taf. XI, Fig. 1). Die Fetzen werden manchmal vom Wimperstrom des Stoma ergriffen und verschlungen.

Die Hyposphäre wird von vorherein an beiden Rändern (dem analen und trochalen) frei, der Wurm befreit sich von ihr, indem er mit lebhafter Schlängelung durch sie hindurchkriecht, wie durch eine Tonne (Taf. I, Fig. 5). Stellenweise bleibt aber auch der ventrale Teil mit dem alten Stoma im Zusammenhang und wird mit diesem von dem Wurm verschluckt. Die Reste der Hyposphäre sind dann auch im Wurmdarm noch leicht an der violetten Färbung der Ansatzlinie und der Hauptnephridien, die mit abgeworfen werden, zu erkennen.

Neben dieser mechanischen Entfernung spielt auch die Resorption eine allerdings kleinere Rolle, die aber nicht zu unterschätzen ist. So werden z. B. stets die Muskeln der Larvenhaut und des Blastocöls, ferner die Seitennephridien resorbiert. Häufig werden auch Teile der Hemisphären, der Troche und des Intertrochalraums nicht mit abgeworfen, sondern beim Verschmelzen

der Kopf- und Rumpfränder eingeklemmt, worauf sie dann in dem oben erwähnten Blastocölrest zwischen Kopf und Rumpf mit dem Ringmuskel zusammen der Resorption verfallen.

Dieses Einklemmen erfolgt stets dann, wenn bei der Kontraktion des Ringmuskels Teile der Troche, des Drüsenwulstes etc. an diesem festhaften bleiben, was natürlich häufig genug vorkommt.

Bleiben z. B. Wimperzellen (an deren Basis ja der Ringmuskel verläuft) an diesem haften, so erhalten wir, wenn die zwischen Troch und Scheitelplatte früher befindliche Episphäre abgeworfen ist, einen jungen Wurm (Taf. XI, Fig. 10b), dessen „Hals" (Verlötungszone) mit einem allerdings immer nur partiell erhaltenen Wimperkranz umgeben ist und der dadurch ganz ausserordentlich an einen metamorphosierenden Wurm des Mittelmeertypus erinnert.

Tafelerklärungen:

Die Figuren sind ausser den nach dem Leben gezeichneten mit Hilfe des Zeiss-Abbe'schen Apparates (auf Objekttischhöhe) entworfen. Soweit nicht anders vermerkt, rühren sie von Polygordius lacteus (Schneider) her und sind nach Heidenhain (Nachfärb. Orange G) behandelt. Muskelfasern schwarz, Nervenfasern meistens rötlich gefärbt. Es sind stellenweise mehrere Schnitte kombiniert, um mit einer Abbildung auszukommen, aus dem gleichen Grunde sind einige schräge Schnitte dargestellt. Da die absolute Grösse der Larven und aller Gewebselemente in sehr weiten Grenzen schwankt, sind nur die angewandten Objektive und Oculare bezeichnet.

Die **Buchstaben** bedeuten:

A.Bl.	Aussenblatt.
A.D.E. / A.D.F.	Aussenblatt des dorsalen Ektoderms.
A.D.M.	Mesoblastbelag desselben.
Ad.Z. / A.l. / an.l.	anus larvae.
an.	After.
A.S.E.	Aussenblatt des Seitenektoderms.
A.V.E	Aussenblatt des ventr. Ektoderms.
A.V.M.	Mesoblastbelag desselben.
B.Str.	Bauchstrang.
D.	Darm.
D.F.	Dorsalfalte.
Diss.	Dissepiment-Anlage.
Ds.v.	Mu. dorsoventralis.
Dr.Z.	Drüsenzelle.
E.D.	Enddarm.
E.e.	Äusseres Ektodermblatt.
E.i.	Inneres „
Ep.Sph.	Episphäre.
Ep.Z.	Epithelzelle.
Excr.wu.	Exkret-Masse.
G.	Blut-Gefäss.
G.K.	„Gelber Körper."
H.Nephr.	Hauptnephridium.
H Sph.	Hyposphäre.
I.Bl.	Innenblatt
I.D.F.	„ des dorsalen Ektoderms.
I.D.M.	Zugehöriger Mesoblast.
Int.Wi.	Cilien des Intertrochalraums.
K.	Muskel-„korb".
K.H.	Kopfhöhle.
Kl.	„Klappe".
Ku.	Fettkugeln.
L H.	Larvenhaut.
M D.	Magendarm.
M.ds v.	Mu dorsoventralis.
M.e.	Äusserer Mesoblastbelag.
M.i.	Innerer „ „
M.lat.	Mu. lateralis.
M.l d.	Mu. longitudinalis dorsal.
M.l.v.	„ „ ventral.
M.lev.d.	Mu. levator dorsal.
M.s.	Mesenchymbelag.
Msch.	Mesenchymzellen.
M.tr.	Mu. transversalis.
M retr.	Mu. retractor.

mu.z.	Muskelzelle.	
n.	Nerv.	
n.d.l.	dorsolateraler	Radiärnerv.
n.d.m.	dorsomedianer	Radiärnerv.
n.lat.	seitlicher	Radiärnerv.
n.v.	ventraler	Radiärnerv.
N.K.	Nahrungsteile.	
N.Z.	Neu einwandernde Zellen.	
Oc.	Auge.	
Oes.	Ösophagus.	
O.S.G.	Oberschlundganglion.	
Pr.O.	Präanalorgan.	
R.O.	Präanalorgan.	
Retr.	Mu. retraktor.	
R.f.	Falte der Rumpfanlage.	
R.mu.	Ringmuskel des Prototrochs.	
s.e.	Seitliches Ektoderm.	
S.N.	Seitennephridium.	
S.N.c.	Ausführgang desselben.	
Sph.is.	Mu. sphincter intersegmentalis.	
St.	Stomodäum.	
Susp.	d. dorsaler Mu. suspensor.	
Susp.	v. ventraler „ „	
V.A.Bl.	Ventral. Aussenblatt.	
v.e.	„ Ektoderm.	
V.I.Bl.	„ Innenblatt.	
W.A.	Anlage des Wimperorgans.	
W.O.	Anlage des Wimperorgans.	
W.O.A.	Anlage des Wimperorgans.	
Wi.Z.	Wimperzelle.	

Tafel I.

Fig. 1—5. **Polygordius lacteus** (Schneider). Nach dem Leben gezeichnet. Leitz. Obj. 5 Oc. 3.

Fig. 1. Sehr junge Trochophora aus dem Auftrieb, von der Seite gesehen. Die Rumpfanlage (unten) von etwa gleicher Grösse wie die Scheitelplatte (Kopfanlage). In dieser erkennt man das eine der roten Augen. Zwischen beiden Anlagen der Mu. retractor. Prototroch mit gelblichem Drüsenzellenbelag. Darunter der schwächere Metatroch. Rechts Mund und Ösophagus. Links am Magen führt die „Klappe" in den Enddarm. After (in der Rumpfanlage) mit dunklem Pigment umgeben. Rechts davor violettes Pigment.

Fig. 2. Etwas älteres Stadium mit herangewachsener Rumpfanlage, von der Seite gesehen. Die Episphäre ist stark kontrahiert und die Hyposphäre dadurch kuglich aufgetrieben. (Das Exemplar zeigte bei dieser Kontraktion die Erscheinung einer rötlichgelben Farbwolke, welche vom Prototroch-Drüsenwulst erzeugt wird.) Details wie Fig. 1, auch die Nephridien sind eben sichtbar.

Fig. 3. Fast „reife" Trochophora von der Seite gesehen. Die Rumpffalten erfüllen den grössten Teil des Leibesraums, der Darmkanal ist stark komprimiert (Mundöffnung links). Die Scheitelplatte zum Kopfzapfen herangewachsen, Tentakeln halb ausgestülpt.

Fig. 4. Ein etwas jüngeres Stadium, von oben gesehen. Mundöffnung rechts. Die Ventralfalten schimmern durch den Magendarm hindurch.

Fig. 5. Junger Wurm im Moment des „Ausschlüpfens", d. h. der Befreiung von den Larventeilen. Episphäre und Hyposphäre sind im Äquator von einander getrennt, erstere haftet noch am hinteren Rande des Prostomiums (= unterer Rand der Scheitelplatte). Hyposphäre ganz frei, umgiebt den Rumpf als ein loser Gürtel, durch welchen der Wurm hindurchkriecht.

Fig. 6—11. **Polygordius appendiculatus** (Fraipont). Gleiche Vergrösserung wie in Fig. 1—5. Das Grössenverhältnis beider Species variiert sehr stark, da die Ausmessungen der Trochophoren sehr wechseln. Für die Abbildungen sind durch ihre Kleinheit besonders charakteristische Exemplare ausgewählt. Ausserdem ist das schwarzbraune Pigment im Drüsenwulst des Prototroch bezeichnend und in späteren Stadien das Auftreten der Analcirren (Fig. 7—9).

Fig. 6. Mittelalte Larve, von der Seite gesehen. Mund links. Details wie in Fig. 1 etc.

Fig. 7—9. Drei Stadien der Metamorphose.

Fig. 7. Hyposphäre am Anus larvae gerissen, die Rumpfanlage tritt aus. Episphäre flach eingezogen und gefaltet, in ihrer Mitte erhebt sich die bereits zapfenförmig gewordene Scheitelplatte mit ausgestülpten Tentakeln.

Fig. 8. Rumpffalten beginnen sich zu glätten, Trochе und Larvenhaut stark zusammengezogen.

Fig. 9. Episphäre und Hyposphäre wie in Fig. 5 getrennt, erstere umgiebt den Wurmkopf wie ein umgeklappter Schirm.

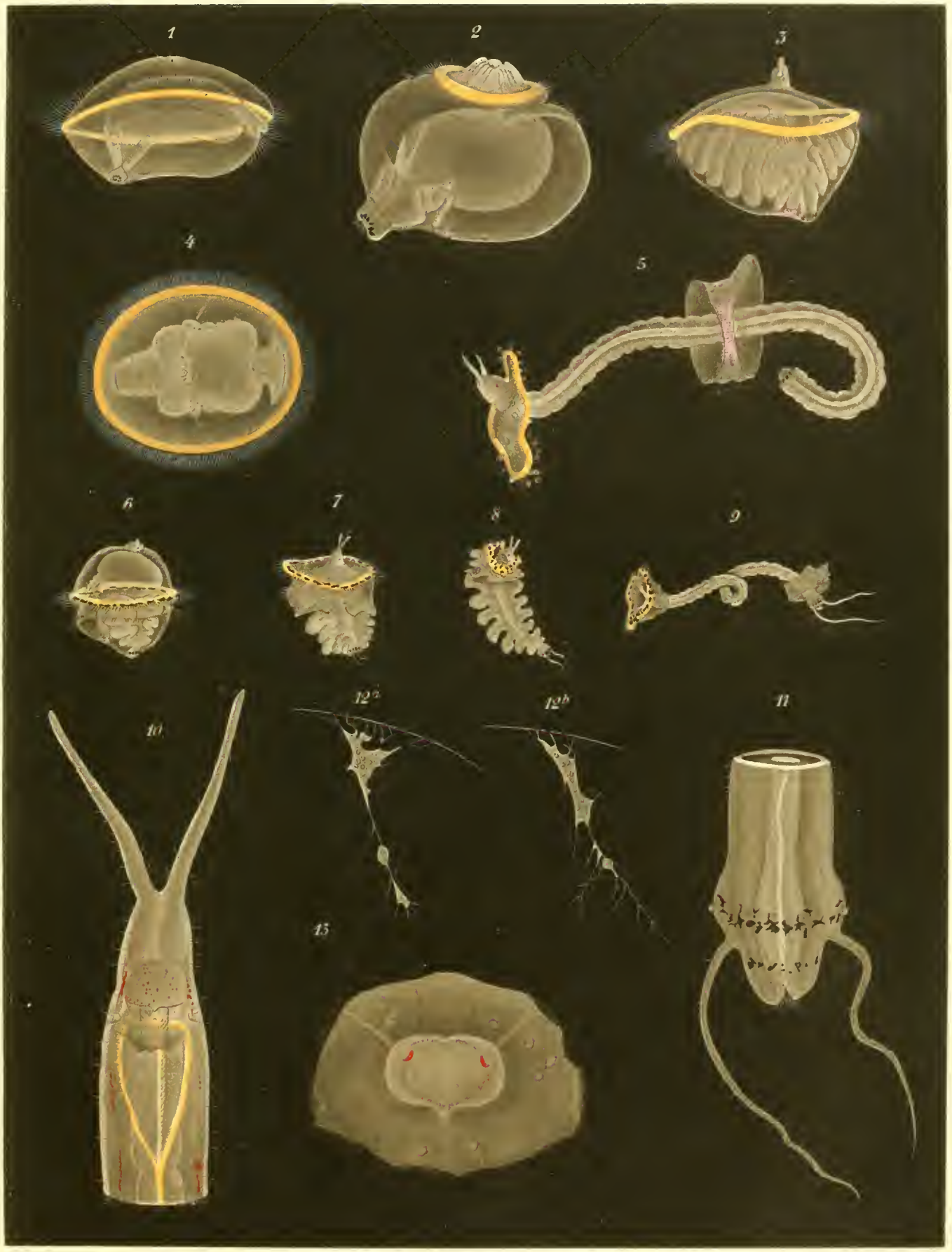
Fig. 10—11. Vorder- und Hinterende eines einige Wochen alten P. appendiculatus. Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 10. Kopf von der Ventralseite gesehen. Tentakeln und Haut mit spärlichen, starren Wimpern (Tastorgane). Mundöffnung mit vorspringender Unterlippe. Darüber das kugliche Gehirnganglion, seitlich durchschimmernd die Wimpergruben. Blutgefässschlinge des Mundsegments (gelblich) mit dem ventralen und (durchschimmernd) dorsalen Mediangefäss. Rotes (Augen-) Pigment in der Haut und im Kopf zerstreut.

Fig. 11. Schwanzende, von der Ventralseite gesehen. Tentakeln und Haut schwach bewimpert; 2 Kränze von schwärzlichem Pigment, der obere unterhalb (und zwischen) dem typischen Kranz von „Klebzellenbatterien".

Fig. 12a u. b. Eine einzelne (körnchenführende) Mesenchymzelle zwischen Larvenhaut und Seitennephridien in zwei Stadien der Bewegung, b eine Minute nach a gezeichnet. (Zeiss Apochr. 8.0 mm Comp. Oc. 8).

Fig. 13. Scheitelplatte und Umgebung von P. lacteus, von oben gesehen. Radiärnerven, Drüsenzellen, Augen, Pigmentierung. Unten Austritt des mu. dorsalis aus der Scheitelplatte. (Zeiss Obj. A. Oc. 2).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
12a
12b
11
13

Tafel II.

Polygordius lacteus.

Fig. 1. Mittelalte Larve, von der Unterseite gesehen. *an* der pigmentierte After mit vorliegendem querschlitzförmigen anus larvae. Oberhalb desselben die ventralen, unterhalb die kleineren dorsalen Rumpffalten von den Kanten gesehen. Dieselben sind überdeckt von der Larvenhaut, von welcher oben die beiden Hauptnephridien neben einigen Muskeln und Drüsenzellen, seitlich die Bänder der Seitenmuskeln und -nerven, und im übrigen die charakteristisch geformte „Ansatzlinie" zu sehen ist. Pigmentierung mit blauvioletten bakterienartigen Stäbchen. Nach dem Leben gezeichnet (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4).

Fig. 2. Ähnliches Stadium halb von der Seite gesehen. In den Ventralfalten (links) erscheinen die (stets die Form ändernden) Lumina sternförmig. Darüber das ventrale Aussenblatt angedeutet. Kräftig entwickeltes Seitennephridium mit seinem Kanal, Tuben, Pigment und Mesenchymzellen. (Nach dem Leben, gleiche Vergr.)

Fig. 3 Ein Hauptnephridium mit umgebenden Teilen seitlich gesehen, rechts der Anfang der Rumpfanlage. Mesenchymzelle, Seitennerv, Mu. retractor.

Fig. 4—5. Köpfchen der Hauptnephridien nach dem Leben gezeichnet. (Zeiss Apochr. Immers 0.2 mm, Comp. Oc. 4.)

Fig. 4 a. Halb von der Seite gesehen. Zu oberst liegt der flache Exkretionskanal mit Pigment, Vakuolen und Körnchen, es folgt der ebenfalls meist pigmentierte Basalteil des Köpfchens, darauf der blasse, tubentragende Abschnitt. Jede Tube mit Plasmawandung und dem geisselführenden Röhrchen.

Fig. 4 b. Röhrchen und Plasma haben sich (nach einiger Zeit der Beobachtung im Uhrglas) getrennt (*„sol"*), sodass das täuschende Bild eines „Solenocyten" zustande kommt.

Fig. 5. Köpfchen gerade von unten gesehen, wie Fig. 4 a.

Fig. 6—13. Nach Präparaten mit Hilfe des Zeiss'schen Zeichenapparats gezeichnet.

Fig. 6. Totalpräparat eine Köpfchens (2.0 mm, Comp. Oc. 4). Man sieht das Kanalsystem, die Tubenkerne, den Übergang zum Exkretionskanal der Haut.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein Köpfchen, dessen untere Hälfte ganz mit chromophilen Körnchen gefüllt ist, dazwischen der helle Kern.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Köpfchen, zugleich Flachschnitt der Haut mit dem Exkr.-Kanal. Im Köpfchen der Zentralraum (doppelt konturiert) mit den zuführenden Kanälen der Tuben.

Fig. 9—13. Seitennephridien.

Fig. 9. Sehr junges S.N. am Aussenrand einer jungen Rumpfanlage, diese quergeschnitten. Noch wenige Tuben und Kerne. Bei * das Lumen des Exkretionsganges (Imm. 2.0 mm, Comp. Oc. 2).

Fig. 10. Teil eines Querschnitts, mit dem Ende eines der S.N. Letzteres in Verbindung mit dem Mesoblastbelag des äusseren Seitenblattes. (Herrmann; Eisenhämatein.) Der Pfeil bedeutet die Richtung nach dem Kopf (ebenso Fig. 11—12).

Fig. 11. Der mittlere Teil eines S.N. mit seinen Tuben. Kleine dunkle Tuben-Kerne und grosse helle Kerne des Ganges. Darunter die flachen Kerne des äusseren Mesoblasts. Cilien durch Eisen geschwärzt.

Fig. 12. Schnitt durch die Umbiegungsstelle am Ansatz des Mu. retractor *(Retr.)*. Links von diesem der kurze ventrale Fortsatz des S.N., durch Mesenchym mit dem Darm verbunden. Vergl. Abb. 2 dieser Tafel.

Fig. 13a. Seitennephridium quergeschnitten. Um das Kanallumen die Kerne der Tuben und des Ganges. (Sublimat; Eisenhämatein.)

Fig. 13b. Schnitt der gleichen Serie durch den nach unten umgebogenen Ausführgang des S.N.; Kerne, Cilien und Exkretkörnchen geschwärzt.

1
2
4a
4
5
3
10
6
9
11
7
13a
13b
12
8
MD
ED
Ec

Tafel III.

Fig. 1. Flächenpräparat des oberen Teils der Episphäre, wie alle abgebildeten derartigen Präparate (Tafel III—V) von innen gesehen. Die Epithelkerne sind fortgelassen, die Drüsenzellen, Ganglienplexus, Radiärnerven, Muskeln gezeichnet. (Zeiss, Obj. A, Oc. 2.)

Fig. 1a. Einzelner Radiärnerv mit ihm eng anliegender Ganglienzelle.

Fig. 1b. Endverästelung einer Ganglienzelle zwischen 2 Epithelkernen. (Zeiss Apochr. 2.0 mm, Comp. Oc. 4)

Fig. 2. Flächenpräparat: Ein Stück Hyposphäre mit angrenzenden Wimperkränzen bei einer sehr jungen Larve. Epithelkerne, Muskelfasern, N. lateralis, tripolare Ganlienzellen des Intertrochalraums, dessen kurze Bewimperung im unteren Teil der Fig. eingezeichnet ist. Nervenfaser-Ringe beider Troche. Die Wimperzellen des Metatrochs noch ganzrandig. (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4)

Fig. 3. Ähnliches Präparat bei mittelalter Larve. Metatrochzellen gelappt. An der Innenseite des N. lateralis ist der Mu. lat. (schwarz) entwickelt, im Präparat der Darstellung halber etwas mit dem Deckglas verschoben. (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4.)

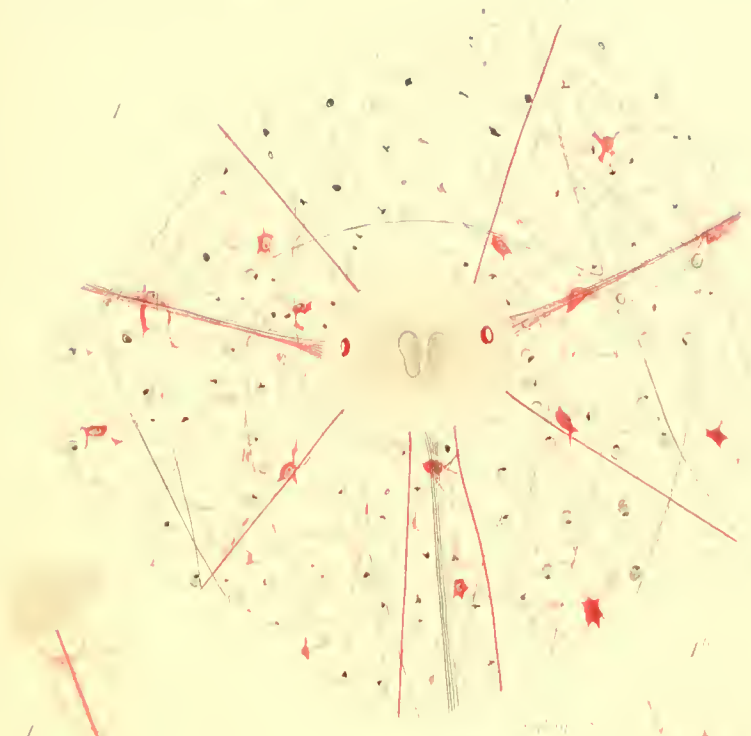
Fig. 3a. Muskel- und Nervenfasern aus demselben Präparat bei stärkerer Vergrösserung. (Zeiss Apochr. 2.0 mm, Comp. Oc. 2.)

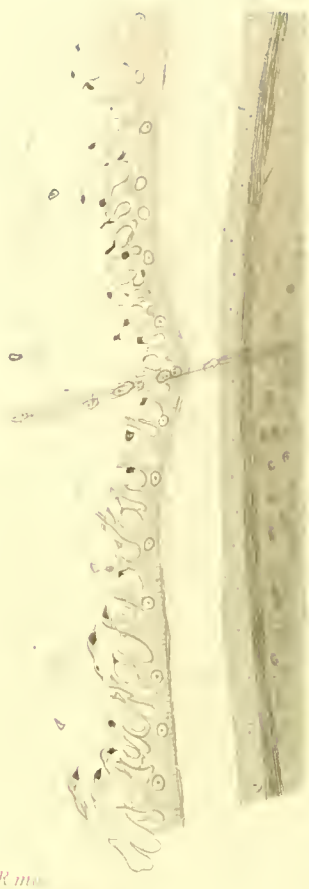
Fig. 4. Metatroch und Intertrochalraum einer fast reifen Larve. Wimperzellen-Saum vielfach zerschlitzt. Zwischen den Fortsätzen liegen die Drüsenzellen, welche eine auffallende Tendenz nach dem passierenden Seitennerv und -Muskel zeigen (Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4).

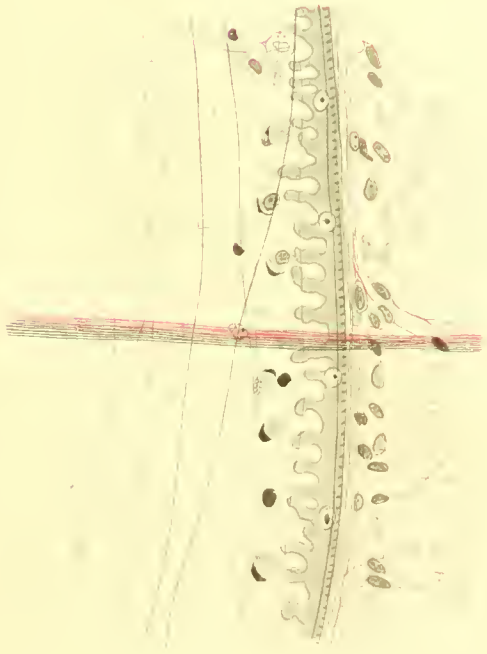
Fig. 5. Zwei Metatrochzellen mit noch weitergehender Zerschlitzung. In den Zotten treten Stoffwechselprodukte auf. (Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

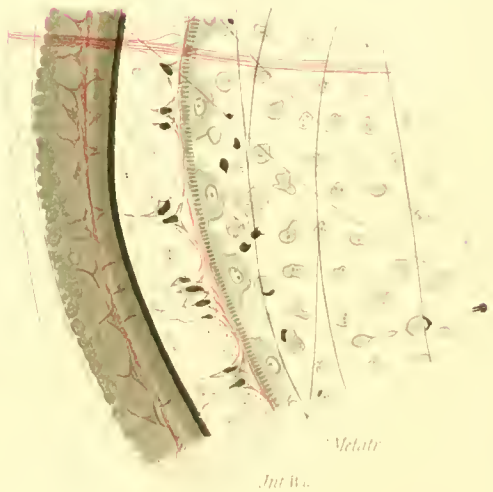
Fig. 6. Larven-Epithel mit Kernen, Cuticular-Struktur und einer Drüsenzelle („Ballonzelle"). Eine andere gleiche Zelle ist abpräpariert, um die Cuticular-Ausbuchtung darüber zu zeigen und das „Drüsenloch" (*) in derselben. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

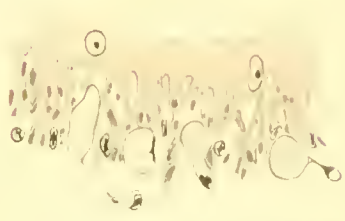
Fig. 7. Verschiedene Formen von Drüsenzellen des Epithels. a—d von der Episphäre. e—g von der Hyposphäre. g abgeplattete Zelle einer völlig ausgefüllten reifen Larve.











Tafel IV.

Fig. 1, 3. Flachpräparate.

Fig. 2, 4—10. Schnitte.

Fig. 1. Austritt des Seitennerven und eines Radiärnerven aus der Scheitelplatte (links) nebst anliegenden Ganglienzellen. (Apochr. Imm. 2.0 mm, Comp. Oc. 2.)

Fig. 2. Eintritt des Seitennerven aus der Larvenhaut (rechts) in die Rumpfanlage. Aus einem Querschnitt. (Gleiche Vergr.)

Fig. 3. Teil der Darmwand von aussen gesehen, mit aufliegendem Mu. retractor. Darmepithel und „Amöbenzellen". (Obj. C. Oc. 2.)

Fig. 4. Letztere bei einer jungen Larve, dazwischen Darmepithelkerne. (2 Flachschnitte kombiniert.) (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

Fig. 4a. Darmwand derselben Larve im Querschnitt. Zellgrenzen des Epithels auf diesem Stadium unsichtbar.

Fig. 5—10 und Tafel V, 1—5. Locomotionsapparat (Wimperringe) der Larve. (Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

Fig. 5. Querschnitt der Troche (aus einem Frontalschnitt der Larve). Oben Episphäre, dann Drüsenwulst und Wimperzellen des Prototrochs, dann unterhalb der Lippe der Intertrochalraum mit Wimperzellen in der unteren Hälfte, dann der unansehnliche Metatroch (Wimperzelle und Drüsenzelle), dann Hyposphäre. An der Innenseite (rechts) die Trochmuskulatur quer geschnitten, sowie einzelne Fasern des Trochnervensystems.

Fig 6. Ähnlicher Schnitt im Bereich des passierenden Seitennerven von Pol. appendiculatus. Troch-Pigment. Drüsenzellen mit ausgedrücktem Sekret.

Fig. 7—10. Eine Prototroch-Wimperzelle nach Sublimat-Hämatein-Behandlung. Die Cilien scheinen auf Plasma-Fortsätzen zu inserieren.

Fig. 8. Drüsenwulst auf demselben Präparat Die Zellen auf verschiedenen Stadien der Sekretbildung.

Fig. 6—10. Details der Prototrochzellen nach Flemming-Heidenhain-Behandlung. Schräge Schnitte.

Fig. 9. Im Bereich der Seitenstränge. Unten sind zunächst die Zellen des Drüsenwulstes, dann die in diesen eindringenden Ausläufer der Wimperzellen (rechts) getroffen. Dann folgen Wimperzellen (des oberen Zellreifens) mit ihren Binnen-Lamellen.

Fig. 10. Untere Hälfte der Figur von links nach rechts: Cilienbüschel, Zellmembran, Basalplatte, Basalfasern, strukturfreie Zwischenzone, Binnen-Lamellen, Ringmuskel. In der oberen Hälfte der Figur ist die untere strukturfreie Zone der benachbarten Zellen mit den grossen Kernen getroffen.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Rmm
Rmm

Tafel V.

Fig. 1—3. Tangentialschnitte des Prototrochs verschiedener Larven, oben und unten in natürlicher Orientierung.

Fig. 1. Peripher geführter Schnitt, oben Drüsenwulst, mitten die 2 Wimper-Zellreifen, unten die Lippe zum Intertrochalraum. Rechts und links sind die beiden Reihen von Basalplatten getroffen.

Fig. 2. Innerer (proximaler) Abschnitt der beiden Wimperzellringe (aus 3 Schnitten kombiniert). Beide zeigen dem Ringmuskel zugekehrt die Lamellenbildung, von diesem abgewandt, zeigt der obere Zellreif Zerschlitzung, der untere glatte Konturen. Links ist die proximale „Zellwand" selbst tangential geschnitten.

Fig. 3. Ein noch mehr proximal geführter Schnitt, welcher den Prototroch-Ringmuskel und die an der Innenseite des Drüsenwulstes verlaufenden Ringfasern trifft.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Mund (rechts) und Ösophagus einer jungen Larve mit den hier veränderten Trochen. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

Fig. 5—8. Flachpräparate.

Fig. 5. Aussenwand des Prototrochs. (Die Drüsenzellen sind abpräpariert und dadurch die Cuticula mit ihren „Drüsenlöchern" sichtbar gemacht. Exkretteile sind haften geblieben, ebenso einzelne Wimperbüschel mit ihren Basalplatten. Ap. 8.0 mm. C. Oc. 4.)

Fig. 6. Das Vorderende der ersten ventralen Rumpffalte in seinem Zusammenhange mit der Hyposphäre (unten) als Flachpräparat. (Obj. C. Oc. 1.)

Fig. 7. Teil der Hyposphäre dieser Gegend bei stärkerer Vergrösserung. Rumpffalten fortpräpariert (weisse Lücke unten links). Seitennerv mit den spärlichen Verästelungen seiner Ganglienzellen und den ersten Fasern des Mu. lateral. Ein Hauptnephridium mit Köpfchen (rechts) und Gang. (*n.* der einzige Kern des letzteren); Exkretkörnchen der Gangwandung (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2).

Fig. 8. Einzelne Ganglienzelle der Episphäre mit ihren Verästelungen. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

8
1
2.
6.
4.
5
7
5.

Tafel VI.

Schnitte durch die Rumpfanlage junger Larven (vor Auftreten der Sekundärfalten). Ektoderm dunkelgrau, Mesoblast hellgrau, die Kerne des Darmes nur angedeutet, Muskeln schwarz. Fig. 1—3 Sublimat-Heidenhain, Fig. 4—5 Flemming-Heidenhain; Zeiss Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.

Fig. 1 a, b. 2 Sagittalschnitte. Larve noch ohne Mu. lev. dors. Durch die Kontraktion des Mu. retr. ist daher Rumpfanlage und Enddarm um 90° nach vorn gedreht und die Ventralfalte unverhältnismässig tief eingeschnitten. Das „Aussenblatt" (V. F.) reicht in normaler Lage nur bis zur Retractor-Wurzel (vergl. 1 b), dorsal kein Aussenblatt.

Fig. 1 a. Medianer Schnitt, der den After, anus larvae (A.L.), Präanalorgan (Pr.O.) trifft.

Fig. 1 b. Seitlicher Schnitt, der die Wurzel eines Retractor im Mesoblast zeigt.

Fig. 2 a, b. 2 Querschnitte durch ein ähnliches Stadium. Der kurze Dorsalabschnitt der Rumpfanlage wird erst auf weiter analwärts geführten Schnitten getroffen.

Fig. 2 a. Schnitt in der Höhe der Ektoderm-„taschen", der Seitennephridien (S.N.) und der Retr.-Wurzeln (Mu. retr.) in dem Mesoblast zwischen den Taschen. In dem kompakten Mesoblast, welcher den Enddarm von beiden Seiten einklemmt, sind der mediane (M. m.), der zentrale (M. c.) und der seitliche (M. l.) Abschnitt zu erkennen.

Fig. 2 b. Etwas tiefer (mehr analwärts) geführter Schnitt, der sowohl „Aussenblätter" (A.Bl.) als „Innenblätter" verschmolzen zeigt.

Fig. 3 a—c. 3 Frontalschnitte eines ähnlichen Stadiums, dessen Levatoren (Mu. lev. d.) gerade gebildet sind. (Reihenfolge von vorn nach hinten.)

Fig. 3 a. Der Schnitt trifft das ventrale Innenblatt (V.I.Bl.) in seiner ganzen Länge, bei * die Bildungszellen des Bauchstrangs, resp. deren Kerne. Das ventrale Aussenblatt (V.A.Bl.) ist in seinem unteren Teil getroffen, es ist verbunden mit dem seitlichen Ektoderm.

Fig. 3 b. Frontalschnitt durch die Mitte der Rumpfanlage und des Enddarms. An den massiven Analwulst (dessen Kerne nach dem quer getroffenen Sphincter ani zu konvergieren) schliesst das seitliche Ektoderm mit gleichlangem Innen- und Aussenblatt an. Letzteres wird durch die Seitenmembran bis zur „Ansatzlinie" fortgesetzt. Der Mesoblast ist stark entwickelt und presst den Enddarm zusammen, er übergreift seitlich das Ektoderm und endigt bei den (quer getroffenen) Seitennephridien (S.N.).

Fig. 3 c. Schnitt durch die Dorsalfalte. Vom Mesoblast entspringt der Levator dorsalis.

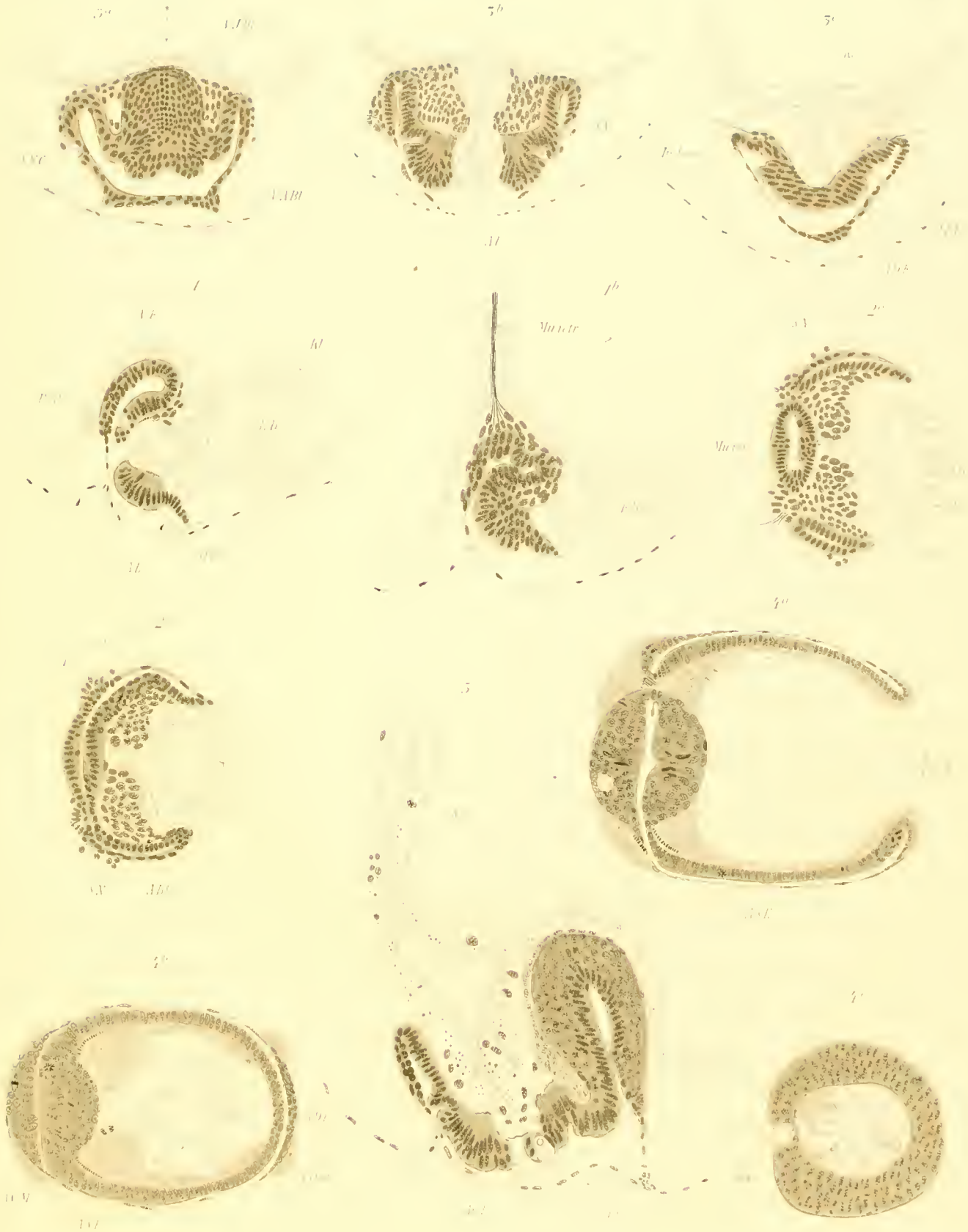
Fig. 4 a—c. 3 Querschnitte durch eine etwas ältere Rumpfanlage. (Reihenfolge von oben nach unten.)

Fig. 4a. (entspricht etwa 2a.) Da der Schnitt etwas schräg geführt ist, zeigt der obere Teil der Abb. ventrales und seitliches Ektoderm noch getrennt, während auf der anderen Seite des Enddarms beide verschmolzen sind. Bauchfalte mit kurzen Fortsätzen an der Innenfläche und streifiger Struktur (Cilienspuren, Neurotrochoid?) Mesoblast umgreift dorsal auch median das hier analwärts eingebuchtete Ektoderm.

Fig. 4b. Querschnitt etwa durch die Mitte der Rumpfanlage. Ventrales und dorsales Aussenblatt durch die (dem seitlichen Ektoderm meistens fest angedrückte) Seitenmembran (A.S.E.) verbunden (letzterer Abstand ist etwas übertrieben gezeichnet). Vom Mesoblast ist zu sehen: die 4 Aussenstränge (A.V.M. und A.D.M.), die ventralen, seitlichen und dorsalen Teile und die „Adanalzellen" an der Innenseite des Bauchmesoblasts.

Fig. 4c. Vom Mesoblast sind nur die „Adanalzellen" noch zwischen Analwulst und Afterdarm zu sehen. Eine ihrer Zellen mit besonders grossem Kern (Mesoteloblast?). Im Darmepithel fällt die streifige Struktur der Zellen, im Ektoderm das Präanalorgan (R.O.) auf.

Fig. 5. Medianschnitt durch ein ähnliches Stadium (entspricht 1a).



Tafel VII.

Sagittalschnitte durch ältere Trochophoren.

Nach Sublimat-Heidenhain-Eosin-Präparaten. Muskeln schwarz, Nervenfasern rot; Kopf- und Rumpfkeime des Annelids sind blaugrau, der Mesoblast jedoch nur, soweit er massiv erscheint. Die Anlagen der Dissepimente etc in den Vollfalten sind hellgrau angeleutet. Die Pfeile bezeichnen Mund und After (Fig. 1—4 Obj. C. Oc. 1).

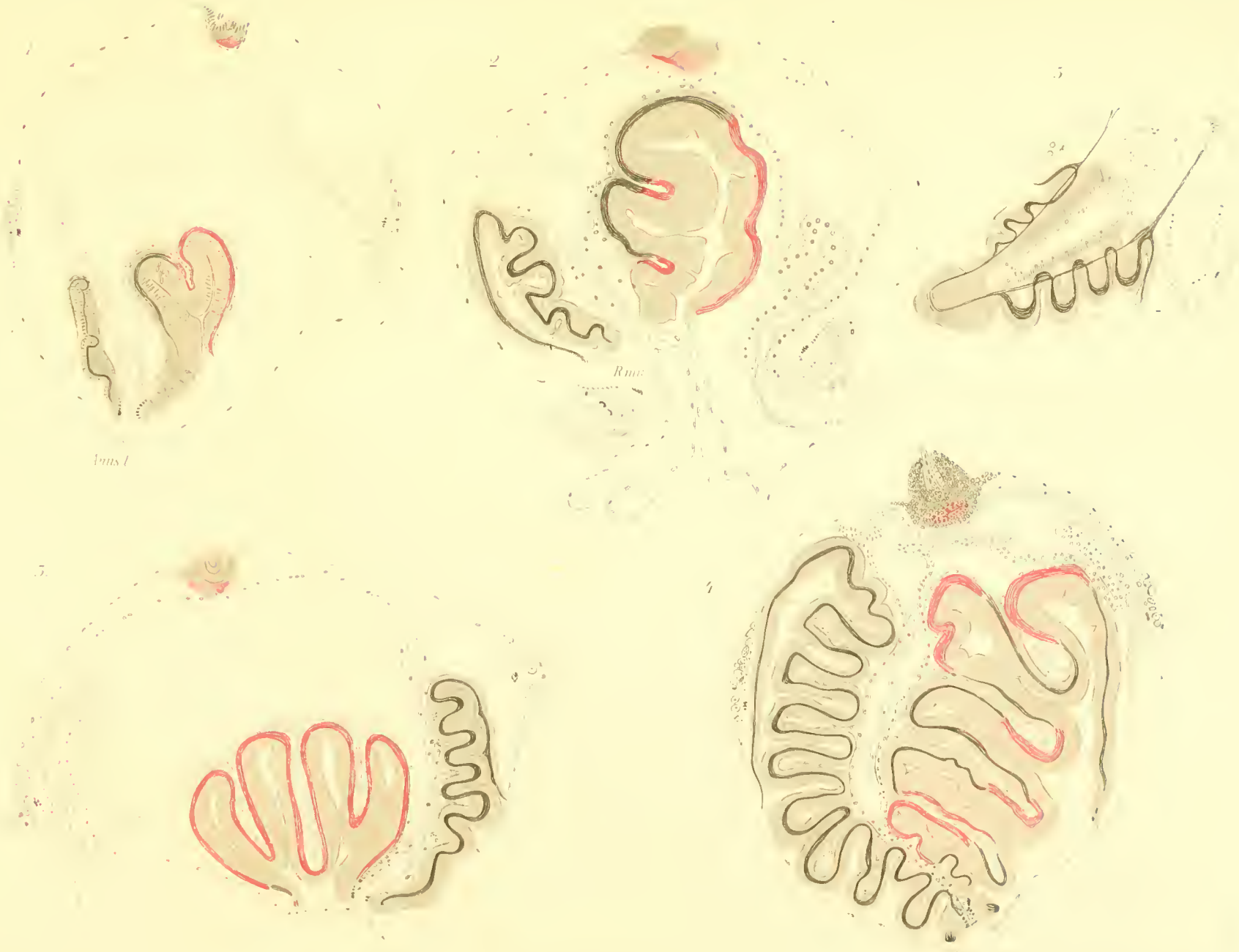
Fig. 1. Medianschnitt einer Larve mit der ersten ventr. Sekundärfalte. Im Magendarm Nahrungsteile. „Klappe" oben geschlossen. Die „Scheitelplatte" (oben) ist halb eingezogen.

Fig. 2. Ältere Larve mit 2 ventr. Sekundär- (Voll-) Falten, deren Rumpfanlage durch vorzeitige Kontraktion des Troch-Ringmuskels in die Episphäre hineingerückt ist.

Fig. 3. Larve mit 3 ventralen und 5 dorsalen Sekundärfalten, Faltungsrichtungen beider stehen senkrecht aufeinander. Die Bauchteile sind so gleichmässig zusammengelegt, dass der Schnitt den Bauchstrang in seinem ganzen Verlauf trifft (vergl. Fig. 2 u. 4!). Klappe durch Anlegen geschlossen, anus larvae erweitert.

Fig. 4. Reife Larve mit 7 ventralen und 9 dorsalen Sekundärfalten. Im Afterwulst Klebzellen geschwärzt.

Fig. 5. Etwas jüngeres Stadium seitlich geschnitten, um das Verhältnis der Suspensoren zu Retractor, Levator und Longitudinalmu. zu zeigen. anus larvae durchbrochen. (Aus 2 Schnitten kombiniert, Obj. A, Oc. 2.)


2
3
4
5

Tafel VIII.

Frontalschnitte durch ältere Rumpfanlagen, (vergl. die Schemata im Text).

Rumpfektoderm dunkel, Mesoblast heller blaugrau, Darm hellgrau.

Fig. 1 A—E. Die Schnittführung ist aus der Seitenansicht im „Schema zu 1" zu ersehen. Die einzelnen Blätter der Ventralfalten sind im Schema und neben jeder Abb. mit I—IX bezeichnet. (Zeiss Obj. C, Oc. 1.)

Fig. 1 A. Schnitt in Höhe der beiden „Hauptnephridien" (H. Nephr.) und der absteigenden Gänge der Seitennephridien (S.N.). Über der Rumpfanlage ist der Magendarm (M.D.) angeschnitten. Das kappenförmige ventrale Aussenblatt erscheint als geschlossener Ring um die „Vollfalte" II + III.

Fig. 1 B. Schnitt in Höhe des Eintritts der Nervi lat. in das ventrale Aussenblatt (I); das untere Ende desselben steht durch das Seitenektoderm in Verbindung mit Blatt III, das obere Ende ist beim Übergang in Blatt II (Spitze der Hohlfalte I+II) ebenfalls getroffen. Blatt IV+V und VI+VII sind als Vollfalten geschnitten.

Fig. 1 C. Blatt III + IV als Hohlfalte, V in Verbindung mit dem inneren Blatt des Seitenektoderms; VI + VII, VIII+IX als Vollfalten.

Fig. 1 D. Blatt III + IV als Kante der Hohlfalte, V + VI, VII + VIII als Hohlfalten, während nunmehr Blatt IX mit dem seitlichen Innenblatt verbunden ist. Die Seitenmembran ist (wie auch in den folgenden Fig. dieser Tafel, sowie Tafel VI, Fig. 4 b und Tafel IX Fig. 1 D—E, 2 A—B) etwas von dem Innenblatt, dem sie meistens dicht anliegt, abgehoben gezeichnet. Zwischen den Falten erscheinen die Mesenterien, neben dem Darm die seitlichen Somiten.

Fig. 1 Da. Ein Stück der rechten Seite der Abb. bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8.0 mm. C. Oc. 4) aus einem benachbarten Schnitt, auf die Seite gelegt. Die Somiten erscheinen neben dem Darm (rechts) viereckig, zwischen den Rumpffalten (Rf.) länger und schmal; man erkennt die wenigen Kerne der Splanchnopleura, Dissepimente und Somatopleura, ferner die Dorsoventral-Muskeln der letzteren (Mu ds.v.), die Darmmuskeln (Mu. intest.) und Sphincteren (Sph. is.) der ersteren, endlich die Muskeln der Dissepimente (Diss.) als punktförmige Querschnitte. Auch ein Transversalmuskel (Mu. tr.) ist vom Schnitt getroffen.

Fig. 1 E. Schnitt in Höhe des Präanalorgans, also dicht vor dem After; derselbe trifft den Enddarm, die Klappe und den Magendarm. Das seitliche Ektoderm in seiner grössten Länge, das ventrale Ektoderm (IX) als „Analwulst" mit Klebzellenbatterien. Vom Mesoblast sind die „Adanalzellen" und die seitlichen Somitenkästchen zu sehen.

Fig. 1 E a. Der linke obere Teil der Abb. aus einem benachbarten Schnitt bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4). Im visceralen Blatt die intersegmentalen Sphincteren und Mu. intest., im somatischen Blatt die Mu. dorsoventr. quer geschnitten.

Fig. 2 A—C. Frontalschnitte einer jüngeren Rumpfanlage (mit einer ventr. Sekundärfalte). Zeiss Obj. C, Oc. 1.

Fig. 2 A. Ventral geführter Schnitt, zwischen Rumpfanlage und Darm einzelne Mesenchymzellen (Msch.). Die Kerne sind fortgelassen, nur die auf diesem Stadium besonders häufigen Mitosen (eines Schnittes) sind eingetragen.

Fig. 2 B. Vor dem After geführter Schnitt bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4). Im Analwulst das Präanalorgan, dessen Wimpern den anus larvae durchsetzen. Im Mesoblast die Adanalzellen mit je einer grosskernigen Endzelle (Mesoteloblast). Daneben der Sph. ani quer geschnitten.

Fig. 2 C. Schnitt durch die Mitte der Rumpfanlage mit dem After (Vergr. wie 2 A.).

Tafel IX.

Querschnitte durch ältere Rumpfanlagen (vergl. die Schemata des Textes).

Fig. 1 A – E. Schnittführung aus dem „Schema zu 1" zu ersehen, Färbung etc. wie auf der vorigen Tafel (ausser Fig. 1 A Obj. C. Oc. 1).

Fig. 1 A. Schnitt oberhalb der Rumpfanlage, um das Verhältnis der Darmabschnitte, des Mu. retr. und der 5 Verbindungsstränge zwischen Kopf- und Rumpfanlage zu erläutern (Obj. A, Oc. 2).

Fig. 1 B. Schnitt durch den obersten Teil der Rumpfanlage. Rechts Episphäre mit Mu. dorsalis. Enddarm- und Klappenzellen mit Körnchen gefüllt. Mitteldarmepithel (M.D.) mit eingekeilten „Amöbenzellen".

Fig. 1 C. Der Schnitt trifft das seitliche Aussenblatt (mit aufliegenden Nephridien S.N.) in seiner ganzen Ausdehnung, im Zusammenhang mit dem ventralen und dorsalen Aussenblatt. Seitliches Innenblatt ventral im Zusammenhang mit Blatt II, III und IV.

Fig. 1 D. Schnitt nahe dem Übergang der dorsalen Längsmuskeln in den Mu. dorsalis. Von der Muskelschicht des Mesoblast hat sich eine innere Schicht differenziert, in der die Transversalmuskeln und die Splanchnopleura noch nicht ausgebildet sind.

Fig. 1 E. Schnitt nahe dem Eintritt der Nervi und Mu. lateralis in die Rumpfanlage. Ananalzellen. Mesenchym. Die Wände des Periproktraumes (Per R.) weichen unterhalb des Mu. dorsalis-Übertritts auseinander.

Fig. 2 A—C. Querschnitte durch eine fast reife Rumpfanlage. Ektodermpartien schmäler, Mesoblast mächtiger als vorher.

Fig. 2 A. (Vergl. „Schema zu 2".) Schnitt in Höhe des Mu. dorsalis-Eintritts. Seitl. Aussenblatt in Verbindung mit Ventralblatt I, Innenblatt mit VI, Umschlagsstelle von II—III flach geschnitten, von IV—V durch die Spitze. IX—X als Hohlfalten-Spitze getroffen. Der Darm ist von den Anlagen seiner Ringmuskulatur umgeben, er zeigt ventral (links) den Nebendarmartigen Querschnitt der Magendarmeinziehung (Obj. C, Oc. 4).

Fig. 2 B. Schnitt mehr analwärts geführt, Aussenblätter nicht mehr getroffen, das seitliche Aussenblatt im Zusammenhang mit dem ventr. Blatt VIII. IX + X als Hohlfalte. Anlagen der Sphinkteren umziehen in weitem Kreise Darm und Hohlfalten (Obj. Oc. 4).

Fig. 2 C. Teil eines noch tiefer geführten Schnittes, der gerade ein seitliches Dissepiment (Diss.) flach trifft. Unterhalb desselben (in der Fig. bei *) Anlage eines Nephridiums. In das Enddarmepithel dringt ein Keil neuer Zellen ein (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4).

Fig. 3 A. Querschnitt durch einen eben metamorphisierten Wurm zum Vergleich. Der Schnitt trifft gerade einen Teil der massiven Spinct intersegm. und das Dissepiment zum Teil. Darin Muskeln und Kerne (Obj. C. Oc. 1).

Fig. 3 B. Ähnlicher Schnitt zwischen zwei Dissepimenten. Darm mit Leistenbildung.

Fig. 3 C. Schnitt durch die Enddarmregion desselben Wurms. An der Ventralseite (links) der Mitteldarmschlauch. Enddarm mit Körnchen.

1A

MD

Mu ds

ED

Mu ab

Mu Abr

Schema zu 1

B

C

D

E

1B

MD

Mu ds

Mu ab

Mu Abr

1C

Vill JBl

MD

Retr

Suspa

Suspd

VN

1D

Mu ds

Mu ab

Mu Labr

JBl JBl

1A

Msch

ad Z

M Abr

R

2C

Suspa

Sphis

AZ

Dss

Dvc

ED

Suspa

Mu ab

B Mc

Schema zu 2

Ar

3A

2A

I

II III

IV V

VI

IX X

VBl

Mu ds a

JBl

Mu dsp

Suspd

3B

Mu ab

3C

MD

2B

IX

X

Mu ab

Suspa

Mu Abr

Tafel X.

Fig. 1—5a. Querschnitte des Ösophagus verschiedener Larven in der Region der Neubildung des Schlundes (Ap. Imm. 2,0 mm, C. Oc. 2).

Fig. 1. Von einer jungen Larve ohne Sekundärfalten. An den Seitenkanten des Schlundes Zellen mit dichterem Plasma und Kernen. Um den Schlund zerstreute Mesenchymzellen mit Muskelfasern (geschwärzt). Oben Larvenhaut (L.H.), unten der Darm getroffen.

Fig. 2. Schlund einer Larve mit einer ventr. Sek.-Falte. Der Mesenchymbelag ist erheblich verstärkt und auf die Aussenseite der neuen Schlundzellen konzentriert. In beiden Geweben zahlreiche Mitosen im Gange.

Fig. 3. Schlund einer Larve mit 3 ventr. Sek.-Falten. Die Teile des neuen Schlundes als Säckchen dem Larvenschlund anhängend.

Fig. 3a. Schnitt weiter dem Magendarm zugeführt. Im Schlundepithel Drüsenzellen. Der Mesenchymbelag (Anlage der späteren Schlundmuskulatur) reicht dorsal bis hierher hinauf.

Fig. 4. Breitgedrückter Schlund einer grossen Larve mit 5 ventr. Sek.-Falten. Die neuen Schlundanlagen sind deutlich vom alten Epithel abgesetzt. Starker Mesenchymbelag. Wimpern (auch in Fig. 5, 5a) fortgelassen.

Fig. 5. Schlund einer kleineren, fast „reifen" Larve. Lange Schlundsäckchen.

Fig. 5a. Schnitt höher dem Darm zu geführt. Das neue Schlundepithel bis hierher (über die Säckchen hinaus) zu verfolgen. Mesenchymbelag (Mes. Bel.) dorsal stark entwickelt.

Fig. 6—11a. Entwicklung der „Scheitelplatte" (Prostomium-Anlage). Ap. Imm. 2,0 mm. C. Oc. 2.

Fig. 6, 6a. Querschnitte einer sehr jungen Scheitelplatte.

Fig. 6. Schnitt in der Augenebene, dorsal die Tentakelanlagen durch die Stellung der Kerne angedeutet. In der Mitte ist die zentrale Einziehung getroffen.

Fig. 6a. Nahe der unteren Fläche geführter Schnitt. Unterhalb der Einziehung ein Haufen nervöser Substanz, ventral von dieser die Anlage der Oberschlundkommissur als einfache Verbindung der Nervi lat., mit spärlichem Belag von Ganglienzellen. Seitlich die „Gelben Körper" (G.K.). Die Anordnung der Kerne lässt auch hier die Tentakelanlagen erkennen.

Fig. 7. Wenig ältere Scheitelplatte von oben gesehen (Flachpräparat). Man erkennt die zentrale Einziehung, dorsal davon die bereits herangewachsenen Tentakelanlagen. Dorsal von diesen geht die Scheitelplatte direkt in das Episphärenepithel über (Austritt des Mu dorsalis). Seitlich ventral die Augen und die Mu. retr., welche auf der abgewandten (unteren) Seite entspringen.

Fig. 8, 8a. Sagittalschnitte durch die Scheitelplatte einer Larve mit 1 ventr. Sek.-Falte.

Fig. 8. Der Schnitt trifft die eine Tent.-Anlage, Epithel und Gangliensubstanz noch nicht deutlich gesondert, Tentakelanlage schon deutlich ausgeprägt, durch die spaltförmige „Kopfhöhle" von den anderen Geweben getrennt. Wimperorgane bereits angelegt (W.-Org.-Anl.).

Fig. 8a. Mehr seitlicher Schnitt durch ein Auge, dessen Pigment sich nach innen weit fortsetzt Hier ist bereits das spätere Kopfepithel deutlich abgesetzt.

Fig. 9. Frontalschnitt durch die Scheitelplatte einer Larve von 3 ventr. Sek.-Falten. Tentakeln halb ausgestülpt. Tent.-Basis (rechts) in Verbindung mit dem Mu. retractor, der sie kegelförmig auszieht.

Fig. 10. Schnitt durch ein Auge auf dem gleichen Stadium. Die Pigmentkörner umgeben einen hellen Körper mit deutlicher Radiärstreifung.

Fig. 11—11a. Zwei Querschnitte durch die Scheitelplatte einer fast reifen Larve (ungefähr entsprechend 6 und 6a).

Fig. 11. Schnitt dicht unterhalb der Augen. Die Hautschicht des Kopfes ist deutlich abgesetzt von dem Cerebralganglion und den Tentakelanlagen. Dazwischen die Spalträume der „Kopfhöhle" mit den „Gelben Körpern" (links mit Lumen), Bindegewebszellen und (geschwärzten) Fasern, welche zwischen den Tentakeln zusammentreten (bei *).

Fig. 11a. Benachbarter Schnitt durch die Basis derselben Scheitelplatte. Die Fasersubstanz des Gehirns reich differenziert. Die Tentakelanlagen sind nahe dem Ansatz der Mu. retr. (rechts sichtbar) getroffen.

Tafel XI.

Fig. 1. Teil einer abgeworfenen Episphäre (Flachpräparat). Die Epithelzellen haben sich zusammengezogen und sind nur durch die Cuticula verbunden. Kernsubstanz (Nucleolus und Körnchen) in den Zellen verteilt. Daneben in Auflösung begriffene Wimperzellen (Wi.Z) des Prototroch. Der Faserapparat (links) hat sich von dem übrigen Zellplasma getrennt. Ap. 8.0 mm. C. Oc. 4.

Fig. 2. Cuticular-Zotten einer reifen Larve im Querschnitt durch die Haut. Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 2.

Fig. 3a—c Darmepithel einer reifen Larve. (Gl. Vergr.)

Fig. 3a. Flachschnitt durch die Mitte des Epithels (cf. 3c.). Epithelkerne nicht im Schnitt, die Grenzen der Epithelzellen werden dadurch markiert, dass zwischen den Zellen die Fortsätze der früheren „Amöbenzellen" sich vereinigen. Diese dunklen Zellen enthalten z. T. eine, z. T. mehrere Kerne (bei *).

Fig. 3b. Schnitt näher dem Darmlumen zu. Man erkennt (oben) die prismatischen Querschnitte der Epithelzellen und ihre Kerne, (unten) vielkernige Keilzellen.

Fig. 3c. Längsschnitt des Epithels (rechts Darmlumen).

Fig. 4. Zellen und Kerne des seitlichen Innenblatts (Ektoderm) einer reifen Larve. Der Abstand der Zellen ist übertrieben gezeichnet. Die hellen Fasern sind die darunter liegenden Mu. dorsoventr. (Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 4).

Fig. 5. Frontalschnitt eines fertigen Wurmes, um das Lageverhältnis des Prostomiums, der Kopfhöhle (K.H.), der Cerebral- und Wimperorgan-Ganglien und des Schlundsegments zu zeigen. (Obj. A, Oc. 2).

Fig. 6—10. **Metamorphose** (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4).

Fig. 6. In der Metamorphose begriffener Wurm im Sagittalschnitt. Kopf- und Rumpfteile genähert, aber noch nicht vereinigt. Die Larvenhaut hat sich von ihrem Muskelnetz getrennt und abgehoben. Letzteres hat sich zum „Korb" (K.) zusammengezogen, in dessen Innerem einer der Retractoren (Retr.) getroffen ist (weiterer Verlauf vom Tentakel zum Ende des ventr. Aussenbl. punktiert angegeben). Mund rechts.

Fig. 7. Weiteres Stadium der Metamorphose (im Frontalschnitt). Im Muskelkorb beide Retractoren getroffen, ausserhalb desselben die Mu. laterales. Larvenhaut bereits abgeworfen, nur noch Reste der Troche zwischen Kopf- und Rumpfrändern eingeklemmt.

Fig. 8. Ähnliches Stadium im Sagittalschnitt. Larvenhaut haftet noch, sie ist in der Äquatorebene nicht gerissen, wie Taf. I, Fig. 5, 9. Muskelkorb nicht mehr erhalten, seine Reste (*) werden zwischen Kopf und Rumpf eingeklemmt. Im Kopf noch der unten abgerissene Retractor zwischen Cerebr. Gangl. und Wimperorgan-Gangl.

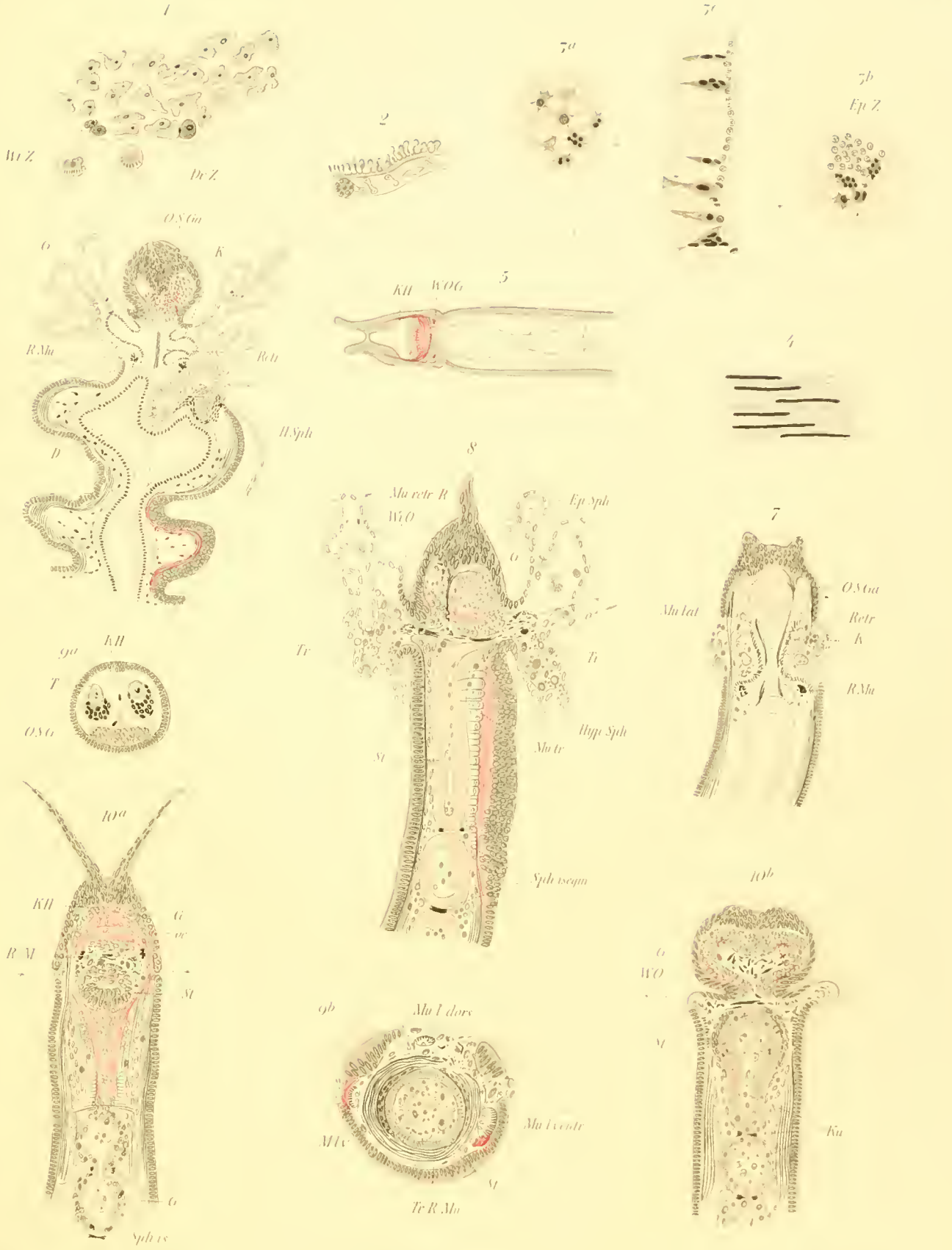
Fig. 9a. Querschnitt durch das Prostomium eines ähnlichen Stadiums, mit viel geräumigerer Kopfhöhle. In dieser bildet das Bindegewebe noch eine Art Septum, wie in Fig. 11 Taf. X.

Fig. 9b. Etwas schräger Querschnitt in der Ebene des Prototrochringmuskels (Pr.R.Mu.) (vergl. auch Fig. 6, 7, 10: R.Mu.). Der Muskel umschliesst, zu einem massiven Ring kontrahiert, den Mesenchymbelag des Schlundes, umgeben von Resten larvaler Gewebe. Zwischen diesen erkennt man die in den Kopf eintretenden Mu. longitud. ventr. mit den Kommissuren an ihrer Aussenseite und den hier noch unpaaren Mu. long. dors. (oben). Äusserer Abschluss unten durch das Ektoderm des ventr. Aussenblatts, oben seitlich durch die Wimperorgane des Kopfes.

Fig. 10a u. b. Frontalschnitte durch einen fast fertigen Wurm.

Fig. 10a. Zwischen Kopf- und Rumpfrändern liegen noch geringe larvale Reste (*), ebenso zwischen Cerebralganglien und Schlund, in letzterem sind noch Teile des Ringmuskels nachzuweisen. Kopfhöhle (K.H.) gering.

Fig. 10b. Der Schnitt trifft die Wimperorgane. Larvale Reste (Zellschutt) sind auch in das Prostomium eingezwängt. Die punktierte Linie rechts deutet die abgeworfene Episphäre an, bei * Reste der Wimperreifen. Auch in der Leibeshöhle des Rumpfes, sowie im Darm halbresorbierte Larvenreste und Fettkugeln (Ku.).


1
Wi Z
Dr Z
2
7a
7c
7b
Ep Z
O.S.Ga
G
K
R.Mu
Retr
H.Sph
D
5
KH
W.O.G
4
8
Mu retr R
W.O
Ep Sph
G
Tr
Tr
Hyp Sph
Mu tr
St
Sph isegm
7
O.S.Ga
Mu lat
Retr
K
R.Mu
9a
KH
T
O.S.G
10a
KH
G
Tr R M
St
G
Sph is
9b
Mu l dors
Mu l ventr
Ml v
St
Tr R Mu
10b
G
W.O
St
Ku

Verzeichnis der bisher erschienenen Hefte der Zoologica:

Heft 1. **Chun, C.,** Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Mit 5 farb. Doppeltafeln. 1888. 20,—.

„ 2. **Strubell, Ad.,** Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii Schmidt. Mit 2 z. Th. farb. Tafeln. 1888. 10.—.

„ 3. **Vanhöffen, E.,** Untersuchungen über semäostome und rhizostome Medusen. Mit 6 farb. Tafeln und 1 Karte. 1889. 24,—.

„ 4. **Heckert, G. A.,** Lencochloridium Paradoxum. Monograph. Darstellung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Mit 4 z. Th. farb. Tafeln. 1889. 20,—.

„ 5. **Schewiakoff, W.,** Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Mit 7 farb. Tafeln. 1889. 32,—.

„ 6. **Braem, Fr.,** Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Mit 15 z. Th. farb. Tafeln und zahlr. Illustr. im Text. 1890. 80,—.

„ 7. **Kaiser, Joh.,** Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Acantocephalen. 2 Theile. Mit 10 Doppeltafeln. 1891—92. 92,—.

„ 8. **Hause, E.,** Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlagen eines natürlichen Systems der Papilioniden. 2 Bände. Mit 14 farb. nach der Natur gezeichn. u. lithogr. Tafeln. 1891—92. 90,—.

„ 9. **Herbst, C.,** Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit 5 Doppeltafeln. 1891. 24,—.

„ 10. **Leichmann, G.,** Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Mit 8 Tafeln. 1891. 24,—.

„ 11. **Schmeil, O.,** Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. I. Cyclopidae. Mit 8 z. Th. farb. Tafeln und 3 Illustr. im Texte. 1892. 54,—.

„ 12. **Frenzel, Joh.,** Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. I. Lfg. 1—4. Mit 10 farbigen Tafeln. 1892. 56,—.

„ 13. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1892. 73,—.

„ 14. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. II. Mit 6 farb. Doppeltafeln. 1893. 62,—.

„ 14 N. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. Nachtrag. 1895. 12,—.

„ 15. **Schmeil, O.,** Deutschlands freilebende Süsswassercopepoden. II. Harpacticidae. Mit 8 z. Th. farb. Taf. und Illustr. im Texte. 1893. 40,—.

„ 16. **Looss, A.,** Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1894. 82,—.

„ 17. **Leche, W.,** Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Thiergruppe. I. Ontogenie. Mit 19 Tafeln und 20 Textfiguren. 1895. 64,—.

„ 18. **Nagel, W. A.,** Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Mit 7 z. Th. farb. Tafeln. 1894. 42,—.

„ 19. **Chun, C.,** Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Mit 12 Doppeltafeln und 8 Tafeln. 1896. 128,—.

„ 20. **Zoologische Ergebnisse** der von der Gesellschaft für Erdkunde in Berlin ausgesandten Grönlandsexpedition. 1) Dr. E. Vanhöffen: Untersuchungen über Arachnactis albida Sars. 2) Derselbe: die grönländischen Ctenophoren. Mit 1 Tafel. 7,—. 3) Dr. H. Lohmann: Die Appendikularien der Expedition. Mit 1 Tafel. 4) Prof. Dr. K. Brandt: Die Tintinnen. Mit 1 Tafel. Zusammen 12,—. 5) Dr. H. Lenz: grönländische Spinnen. Mit 9 Holzschnitten. 6) Dr. Kramer: grönländische Milben. Mit 3 Holzschnitten. 7) Dr. Sommer: drei Grönländerschädel. Mit 1 Tafel. 9,—. 8) E. Rübsamen, Mycetophiliden etc. Mit 2 Tafeln. 9) W. Michaelsen. Grönländische Anneliden. 12,—.

„ 21. **Schmeil, O.,** Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. III. Centropagidae. Mit 12 z. Th. farb. Tafeln und Illustrationen im Text. 1896. 50,—.

„ 21 N **Schmeil, O.,** Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. Nachtrag zu den Familien der Cyclopiden und Centropagiden. Mit 2 Tafeln. 1898. 12,—.

„ 22. **Piersig, R.,** Deutschlands Hydrachniden. Complet. Mit 51 z. Th. farb. Tafeln. 132,—.

„ 23. **Braem, F.,** Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Mit 8 Tafeln. 1897. 36,—.

„ 24. **Thiele, J.,** Studien über pazifische Spongien. Mit 6 Doppel- und 2 einf. Tafeln. 1898. 32,—

„ 25. **Stoller, J. H.,** On the organs of respiration of the oniscidae. 1899. Mit 2 Tafeln. 7,—.

„ 26. **Wasmann, E.,** S. J., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 1899. Mit 3 Tafeln. 16,—

„ 27. **Pagenstecher, C.,** Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. I. Die Tagfalter. Mit 2 col Taf. 1899. 28,—.

„ 28. **Miltz, O.,** Das Auge der Polyphemiden. Mit 4 color. Tafeln. 1899. 18,—

„ 29. **Pagenstecher, C.,** Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. II. Die Nachtfalter. Mit 2 color. Tafeln. 1900. 38,—.

„ 30. **Müller, G. W.,** Deutschlands Süsswasser-Ostracoden. Mit 21 Tafeln. 1900. 60,—.

„ 31 **Michaelsen, W.,** Die holosomen Ascidien des magalhaensisch-südgeorgischen Gebietes. Mit 3 Tafeln. 1900. 24,—.

„ 32 **Handrick, K.,** Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von Argyropelecus hemigymnus. Mit 6 Tafeln. 1901. 28,—.

„ 33 **Heymons, R.,** Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. Mit 8 Tafeln. 1901. 52,—.

„ 34. **Woltereck, R.,** Trochophora-Studien I. Mit 11 Tafeln 1902.

„ 35 I. II. **Bösenberg, W.,** Die Spinnen Deutschlands. I. II. Mit 19 Tafeln. 1901. 40,—.